Bot
H

Hartmann, Max

Verteilung, Bestimmung und

Vererbung des Geschlechts bei

den Protisten und Thallophyten.

Lieferung 9 (II, E)

# Handbuch der Vererbungswissenschaft

herausgegeben von

E. Baur und M. Hartmann

Band II

# Verteilung, Bestimmung und Vererbung des Geschlechts bei den Protisten und Thallophyten

von

Max Hartmann

Mit 88 Abbildungen

Berlin
Verlag von Gebrüder Borntraeger
W 35 Schöneberger Ufer 12a
1929

# Handbuch der Vererbungswissenschaft

herausgegeben von

**E. Baur** und **M. Hartmann**

Die Vererbungswissenschaft hat sich in den letzten Jahrzehnten in einer Weise in die Breite und Tiefe entwickelt, daß ein einzelner Forscher wohl kaum mehr imstande sein dürfte, sich auf jedem der verschiedenen Teilgebiete vollkommen zu unterrichten. Dazu kommt, daß zu den früheren engen Beziehungen, welche zwischen der Vererbungswissenschaft und anderen Gebieten der Biologie, wie der Entwicklungslehre, sowie der Tier- und Pflanzenzucht schon von Anfang an bestanden haben, in steigendem Maße neue Verbindungen mit anderen Biologiezweigen getreten sind, so die Verbindung mit der Cytologie und Entwicklungsphysiologie. Das macht nicht nur für den reinen Vererbungsforscher eine genaue Kenntnis dieser Gebiete und ihres Zusammenhanges mit der Vererbung notwendig, sondern bedingt auch eine Vertrautheit der Vertreter jener Gebiete mit den Ergebnissen der Vererbungslehre. Eine handbuchartige Darstellung des Gesamtgebietes der Vererbungswissenschaft und ihrer Beziehungen zu anderen Teilgebieten der Biologie erscheint bei dieser Sachlage als ein dringendes Erfordernis, dem das vorliegende Werk Rechnung tragen soll. Durch die Mitwirkung zahlreicher Fachgelehrter soll unter weitestgehender Berücksichtigung der Literatur und ergänzt durch eigene Erfahrungen und Untersuchungen der einzelnen Bearbeiter das Gesamtgebiet der Vererbungswissenschaft und ihre Beziehung zu anderen Gebieten der Biologie kritisch zur Darstellung gelangen, und dadurch eine rasche und zuverlässige Orientierung über alle mit der Vererbungslehre in Zusammenhang stehenden Fragen ermöglicht werden.

Bisher erschien:

Lieferung 1 (Band III)

**Entwicklungsmechanik und Vererbung bei Tieren** von Professor **Dr. W. Schleip.** Mit 32 Abbildungen.

**Partielle Keimesschädigungen durch Radium und Röntgenstrahlen** von Professor **Dr. Paula Hertwig.** Mit 51 Abbildungen. 130 Seiten. 1927 Subskriptionspreis geheftet 9.60 RM.

Lieferung 2 (III, K) Band III

**Entstehung der Haustiere** von Professor **Dr. B. Klatt.** Mit 15 Textabbildungen und 1 Zeittafel. Subskriptionspreis 7.50 RM.

Lieferung 3 (II, C) Band II

**Bestimmung, Vererbung und Verteilung des Geschlechtes bei den höheren Pflanzen** von Geh. Reg.-Rat Professor **Dr. C. Correns.** 138 S. Mit 77 Textabbild. 1928. Subskriptionspreis 9.60 RM.

Lieferung 4 (II, I und J) Band II

**Das Inzuchtproblem** von Prof. **Dr. H. Federley.** 42 S. Mit 2 Textabb.

**Individualstoffe, Heterostylie** von Professor **Dr. E. Lehmann.** 43 S. Mit 6 Textabbildungen. 1928. Subskriptionspreis 5.80 RM.

Der Subskriptionspreis gilt für Abnahme des ganzen Werkes.

(Fortsetzung siehe dritte Umschlagseite)

# Handbuch der Vererbungswissenschaft

herausgegeben von

**E. Baur** und **M. Hartmann**

Band II.

# Verteilung, Bestimmung und Vererbung bes Geschlechts bei den Protisten und Thallophyten

von

**Max Hartmann**

Mit 88 Abbildungen

Berlin

Verlag von Gebrüder Borntraeger

W 35 Schöneberger Ufer 12a

1929

1318.

# Inhaltsübersicht


Seite

Einleitung . . . . . 1
Nomenklatorisches . . . . . 3

I. Die vier Typen der Verteilung und Bestimmung des Geschlechts bei Protisten und Thallophyten . . . . . 5
A. Phänotypische Geschlechtsbestimmung . . . . . 5
1. Phänotypische Geschlechtsbestimmung in der Haplophase . . . . . 6
α) Algen . . . . . 6
β) Pilze . . . . . 12
γ) Protozoen . . . . . 16
2. Phänotypische Geschlechtsbestimmung in der Diplophase . . . . . 17
α) Algen . . . . . 18
β) Protozoen . . . . . 20
Zusammenfassung über die phänotypische Geschlechtsbestimmung . . . . . 24
B. Genotypische Geschlechtsbestimmung . . . . . 26
3. Haplogenotypische Geschlechtsbestimmung . . . . . 26
a) Haplonten . . . . . 27
α) Algen . . . . . 28
β) Pilze . . . . . 32
γ) Protozoen . . . . . 35
b) Diplohaplonten . . . . . 36
α) Algen . . . . . 36
β) Pilze (mit Ausnahme der Hymenomyceten) . . . . . 41
γ) Hymenomyceten . . . . . 49
c) Diplonten . . . . . 57
α) Diatomeen . . . . . 57
β) Pilze . . . . . 59
d) Zusammenfassung und Allgemeines über die haplogenotypische Geschlechtsbestimmung . . . . . 60
4. Diplogenotypische Geschlechtsbestimmung . . . . . 69

II. Beweise für die geschlechtlich verschiedene Tendenz der Gameten auch bei morphologischer Isogamie . . . . . 73

III. Beweise für die gemischtgeschlechtliche Potenz der differenzierten Geschlechtsindividuen und Geschlechtszellen . . . . . 82

IV. Die relative Sexualität der Algen und Pilze . . . . . 87

Literaturverzeichnis . . . . . 106

Digitized by the Internet Archive
in 2026 with funding from
University of Toronto

https://archive.org/details/verteilungbestim00hart

# Einleitung

Obwohl die bekannte Arbeit von Blakeslee (1904) über die Sexualität der Mucorineen zusammen mit den Versuchen über Geschlechtsvererbung von Correns (1904, 1907) den Anfang zur modernen experimentell-genetischen Erforschung der Geschlechtsbestimmung und Geschlechtsvererbung machte, blieben die Sexualitätsverhältnisse der Protisten und Thallophyten (mit Ausnahme der Mucorineen) in experimentell-genetischer Hinsicht noch längere Zeit fast unbearbeitet. Über die Geschlechtsbestimmung und Geschlechtsvererbung bei diesen niederen Organismen war dementsprechend bis vor wenigen Jahren nur wenig Sicheres bekannt, und das Wenige fußte vorwiegend auf morphologisch-entwicklungsgeschichtlichen Untersuchungen, wobei die Literatur sehr häufig gerade dort nähere Angaben vermissen ließ, wo sie die neueren Problemstellungen besonders wünschenswert gemacht hätten. Das war um so bedauerlicher, als die Sexualität der Protisten und Thallophyten ja eine weit größere Mannigfaltigkeit der Erscheinungen darbietet, deren gründliche experimentelle Analyse für den Ausbau einer allgemeinen Theorie der Sexualität und Befruchtung manch wichtige Aufklärung hätte erhoffen lassen, während so die unverstandenen, ungeklärten Erscheinungen in ihrer Mannigfaltigkeit nur verwirrend wirken mußten und daher beim Ausbau der Theorie der Geschlechtsbestimmung meist ganz (und das z. T. mit Recht) vernachlässigt wurden. Dieser Zustand hat sich erfreulicherweise im Laufe der letzten zehn Jahre wesentlich geändert. Wenn auch die Ergebnisse im Vergleich zu dem vielen Ungeklärten noch gering und lückenhaft sind, so lassen sie doch heute bereits die allgemeinen Züge und die verschiedenen Typen der Geschlechtsbestimmung und -vererbung auch bei diesen niederen Organismen erkennen und ermöglichen es, trotz mancher Absonderlichkeiten, die uns hier begegnen, sie mit den an höheren Pflanzen und Tieren festgestellten Gesetzmäßigkeiten in Zusammenhang zu bringen.

Als allgemeine Gesetzlichkeit hat sich herausgestellt, daß jeder Organismus, ja jede einzelne Zelle, die Potenzen zur Ausbildung beiderlei Geschlechter besitzt, und daß die Bestimmung des Geschlechts darin besteht, daß während der Entwicklung in den einzelnen Geschlechtszellen (Gameten), den Geschlechtsorganen (Gametangien) oder ganzen Individuen (resp. Klonen) nur die Charaktere des einen Geschlechts zur Entfaltung kommen, und auf diese Weise ♂ oder ♀ Gameten, Gametangien, Individuen (Klone) gebildet werden. Wenn nun diese zwei Sorten von Gameten oder Gametangien entweder auf demselben Individuum zur Ausbildung gelangen oder von denselben Elterzellen (Gamonten) gebildet werden, dann liegt Gemischtgeschlechtlichkeit vor. Kommen sie dagegen auf verschiedenen Individuen zur Ausbildung, oder werden sie von verschiedenen Gamonten oder verschiedenen Klonen gebildet, dann besteht Getrenntgeschlechtlichkeit. Die Feststellung von Getrenntgeschlechtlichkeit und Gemischtgeschlechtlichkeit gestattet aber noch nicht ohne weiteres eine sichere Aussage über die Art der Bestimmung des Geschlechtes. Wenn mehrzellige Individuen (Kolonien) resp. vielkernige Gamonten stets gemischtgeschlecht-

lich sind oder innerhalb von Klonen beide Arten von Gameten oder Geschlechtsindividuen auftreten, dann hängt es letzten Endes nur von äußeren oder inneren Entwicklungsbedingungen ab, welche Zellen männlich und welche weiblich werden, und man kann in diesen Fällen keine besonderen Erbfaktoren für diese Entscheidung verantwortlich machen[1]) (Phänotypische Geschlechtsbestimmung). Läßt sich dagegen bei getrenntgeschlechtlichen Individuen, getrenntgeschlechtlichen Gamonten oder getrenntgeschlechtlichen Klonen nachweisen, daß die Geschlechtstrennung durch die Reduktion (also Aufspaltung eines Genpaars) in der folgenden Haplophase oder durch Reduktion mit darauffolgender Zygotenbildung in der Diplophase herbeigeführt wird, dann liegt genotypische Geschlechtsbestimmung vor. Die Geschlechtsbestimmung erfolgt in diesem Fall durch besondere Gene, die bewirken, daß nur die Potenzen des einen Geschlechts zur Entfaltung kommen.

Da bei isogamen Formen nun vielfach aus der Beobachtung des Befruchtungsvorganges nicht ohne weiteres zu erkennen ist, ob die kopulierenden Gameten von einem Individuum gebildet wurden (in älteren Untersuchungen ist vielfach auf diesen Punkt kein besonderer Wert gelegt und daher nicht darauf geachtet worden), oder Abkömmlinge einer Zelle sind, so ist eine sichere Entscheidung, ob phänotypische Geschlechtsbestimmung vorliegt, in diesen Fällen nur durch Zuchtversuche, die von isolierten, agam sich vermehrenden Individuen oder noch besser von agamen Fortpflanzungszellen ausgehen müssen, feststellbar. Wenn dagegen deutlich unterscheidbare männliche und weibliche Gameten oder Gametangien am gleichen Individuum (Kolonie) auftreten, und das leicht feststellbar ist, dann genügt schon allein diese Feststellung zum Nachweis des phänotypischen Modus der Geschlechtsbestimmung. Eine genotypische Geschlechtsbestimmung läßt sich dagegen, selbst wenn Getrenntgeschlechtlichkeit als solche ohne weiteres feststellbar ist, nur auf Grund eingehender Zuchtversuche, die von Zygoten oder isolierten Gonen auszugehen hat, und daran anschließender planmäßiger Kombinationen nachweisen (vgl. S. 28).

Wenn wir die Geschlechtsverhältnisse der Protisten und Thallophyten und die Wege und Mittel zu ihrer Erreichung vergleichend überblicken, so führt schon die schlicht phänomenologische Betrachtung der Tatsachen ohne weiteres dazu, zunächst vier getrennte Typen der Geschlechtsverteilung und Bestimmung aufzustellen. Wir gelangen dabei im Prinzip zu den gleichen vier Typen, wie sie Correns (1926, 1927) für die höheren Pflanzen aufgestellt hat; nur kommen einige Untergruppen gewisser Typen noch hinzu, nämlich reine Haplonten (tierischer wie pflanzlicher Natur), die sowohl gemischtgeschlechtlich wie getrenntgeschlechtlich sein können. Während Correns seine vier Typen in der mutmaßlichen phylogenetischen Reihenfolge ihres Auftretens bei den höheren Pflanzen als vier phylogenetische Stufen zur Darstellung brachte, müssen wir hier von einer solchen phylogenetischen Gruppierung Abstand nehmen, da sich besonders bei Protisten gemischtgeschlechtliche diploide Formen nicht als eine höhere phylogenetische Stufe von haploiden ableiten lassen. Wir behandeln daher zunächst die beiden Arten phänotypischer Geschlechtsbestimmung echter Zwitter, nämlich die von Haplonten wie Diplonten, dann die beiden Typen der genotypischen Geschlechtsverteilung und Geschlechtsbestimmung. In drei weiteren Abschnitten sollen dann noch einige Fragen von allgemeinerer Bedeutung und die sog. relative Sexualität im Zusammenhang erörtert werden.

Bis vor kurzem gab es noch keine zusammenfassende Darstellung der Sexualverhältnisse der niederen Organismen. Kurz vor Abschluß des Manuskriptes der

---

1) Vereinzelte Ausnahmen werden wir später kennen lernen.

vorliegenden Arbeit erschien das ausgezeichnete Buch von Kniep (1928), in dem alles bisher Bekannte über die Sexualität der Algen und Pilze, auch alle Angaben aus der älteren Literatur, in kritischer Weise zusammengestellt ist. Das Buch gibt über alles, was sich auf die Sexualität der Thallophyten bezieht und mit ihr im Zusammenhang steht, zuverlässige und erschöpfende Auskunft und ist daher für jeden, der sich mit diesen Fragen eingehender beschäftigt, unentbehrlich. Trotzdem dürfte auch die hier vorliegende zusammenfassende Darstellung nicht überflüssig erscheinen, einmal weil sie auch die tierischen Protisten mit berücksichtigt und dann, weil alle prinzipiellen Erscheinungen der verschiedenen Organismengruppen vergleichend in vier getrennten Typen zur Darstellung gebracht wurden, und einigen allgemeinen Problemen eingehendere Auseinandersetzungen gewidmet sind, während sich bei Kniep die Sexualerscheinungen der einzelnen Algen- und Pilzgruppen nach dem System dieser Organismen abgehandelt finden.

## Nomenklatorisches

Die auf äußeren oder inneren Entwicklungsbedingungen beruhende Trennung und Bestimmung der Geschlechter wird hier allgemein als phänotypische bezeichnet, eine Bezeichnung, die sich ja schon ziemlich in der Literatur eingebürgert hat[1]). Diese phänotypische Geschlechtsbestimmung kann sich sowohl in einer haploiden wie in einer diploiden Generation (Phase) vollziehen. Über die Ausbildung der haploiden oder diploiden Generation resp. Phase bei den verschiedenen Gruppen niederer Organismen findet sich das Nähere in dem Kapitel Kernphasen- und Generationswechsel des Artikels Hartmann in Bd. I A des Handbuches, worauf hier verwiesen sei.

Im Gegensatz zur phänotypischen Geschlechtsbestimmung steht die auf die Wirkung besonderer Erbfaktoren zurückführbare genotypische, von der in derselben Weise, wie das Correns für die höheren Pflanzen gezeigt hat, zwei scharf getrennte Typen unterschieden werden müssen, je nachdem ob diese genotypische Festlegung der Geschlechter an eine einfache Reduktionsteilung gebunden ist, und die Geschlechtstrennung nur in einer haploiden Generation (Phase) zutage tritt, oder ob letzte sich auch auf die diploide Phase erstreckt, und zu ihrer Herbeiführung Reduktionsteilung und darauffolgende Befruchtung notwendig sind. Für den ersten Typus hatte ich früher (Hartmann 1918) die Bezeichnung haplogenotypisch oder azygot-genotypisch vorgeschlagen, für den letzten diplogenotypisch oder zygot-genotypisch. Diese Bezeichnungen werden auch hier in der Weise benutzt.

Es stellte sich das Bedürfnis ein, für die verschiedenen gemischt- oder getrenntgeschlechtlichen Zustände der diploiden wie haploiden Generationen brauchbare Fachausdrücke zur Hand zu haben. Blakeslee (1906) hatte dafür folgende vorgeschlagen:

Homothallisch = gemischtgeschlechtlich in der Haplogeneration (Gametophyt).

Heterothallisch = getrenntgeschlechtlich in der Haplogeneration (Gametophyt).

Homophytisch = gemischtgeschlechtlich in der Diplogeneration (Sporophyt).

Heterophytisch = ~~gemischt~~getrenntgeschlechtlich in der Diplogeneration (Sporophyt).

---

1) Näheres darüber, was unter phänotypischer Geschlechtsbestimmung zu verstehen ist, siehe später S. 5.

Gegen diese Terminologie hat Correns (1913) schon verschiedene Einwände erhoben und sie abgelehnt, worin sich ihm Hartmann (1918) und Kniep (1928) angeschlossen haben. Vor allem spricht dagegen, daß die Ausdrücke nur beschränkt anwendbar sind und bei der Anwendung auf manche Formen ganz widersinnig erscheinen. Auf tierische Verhältnisse passen sie schon ihrer Etymologie wegen überhaupt nicht; denn man kann doch nicht gut eine getrenntgeschlechtliche Gregarine heterothallisch oder das zwitterige diploide Sonnentierchen homophytisch nennen. Es ist daher dringend erwünscht, Fachausdrücke zu bilden, die auf alle Organismen, Pflanzen wie Tiere anwendbar sind. Ich hatte daher schon früher haplomonöcisch und haplodiöcisch (statt homo- und heterothallisch) sowie diplomonöcisch und diplodiöcisch (statt homo- und heterophytisch) vorgeschlagen. Die Bezeichnungen Haplophase und Diplophase sind heute ja allgemein eingebürgert, und die Ausdrücke monöcisch und diöcisch werden heute vielfach, von Zoologen und Botanikern ganz allgemein für den zwittrigen und getrenntgeschlechtlichen Zustand verwendet. Doch macht Correns (1928) mit Recht darauf aufmerksam, daß den Ausdrücken monöcisch und diöcisch bei höheren Pflanzen eine viel beschränktere Bedeutung zukommt, was zu Mißverständnissen führen kann. Er begnügt sich daher in seiner neuen Darstellung (1928), die deutschen Bezeichnungen getrenntgeschlechtlich und gemischtgeschlechtlich zu benutzen, und schlägt als „internationale" Namen für gemischtgeschlechtlich synöcisch, für getrenntgeschlechtlich heteröcisch vor. Wir schließen uns diesem Vorschlag an und gebrauchen somit jetzt folgende Bezeichnungen:

Haplosynöcisch = gemischtgeschlechtlich in der Haplophase = homothallisch.

Haploheteröcisch = getrenntgeschlechtlich in der Haplophase = heterothallisch.

Diplosynöcisch = gemischtgeschlechtlich in der Diplophase = homophytisch und

Diploheteröcisch = getrenntgeschlechtlich in der Diplophase = heterophytisch.

Diese Bezeichnungen sagen noch nichts darüber aus, ob ein so bezeichneter gemischt- oder getrenntgeschlechtlicher Zustand in der Haplo- oder Diplophase phänotypisch oder genotypisch bestimmt ist. Bei reiner Haplo- und Diplosynöcie ist die Geschlechtsbestimmung natürlich immer phänotypisch[1]), und ein diploheteröcischer Zustand ist, wenn auch nicht notwendig, so doch aller Wahrscheinlichkeit nach meist durch genotypische Geschlechtsbestimmung erfolgt. Meist handelt es sich auch bei haploheteröcischen Formen um genotypische Geschlechtsbestimmung; doch ist das Zustandekommen des haploheteröcischen Zustandes auch durch phänotypische Geschlechtsbestimmung in einem früheren Entwicklungsstadium der Haplophase (z. B. *Ectocarpus*) oder bei Formen mit antithetischem Generationswechsel auch in der Diplophase möglich, wie letzteres beispielsweise bei den heterosporen Farnen der Fall ist. Auch diploheteröcische Zustände sind nicht ohne weiteres genotypisch verursacht, sondern können auch phänotypisch in früheren diploiden Generationen oder Entwicklungsstadien zustande gekommen sein.

1) Nur bei den seltenen Miktohaplonten (s. S. 9) ist bei Haplosynöcie genotypische Geschlechtsbestimmung möglich.

# I. Die vier Typen der Verteilung und Bestimmung des Geschlechts bei Protisten und Thallophyten

## A. Phänotypische Geschlechtsbestimmung

Die phänotypische Geschlechtsbestimmung ist bei Protisten und Thallophyten weit verbreitet, und zwar sowohl bei Formen, deren Geschlecht äußerlich deutlich in Erscheinung tritt (Anisogamie und Oogamie) als auch bei Formen mit morphologischer Isogamie. Die älteren Angaben, besonders bei der Kopulation isogamer Formen, sind allerdings in vielen Fällen nicht genau genug, was die Einzelheiten anbelangt, und lassen oft bei der Art der Organisation keine sicheren Aussagen über die Art der Geschlechtsbestimmung zu. In solchen Fällen können eben nur genaue experimentelle Untersuchungen durch Zuchtversuche, sowie ev. cytologische Untersuchungen Klarheit schaffen.

Das Wesen der phänotypischen Geschlechtsbestimmung besteht darin, daß die betreffenden Organismen (seien sie diploid oder haploid) die Potenzen zur Ausbildung der beiden Arten von Geschlechtszellen, der weiblichen wie der männlichen, in gleicher Entfaltungsmöglichkeit besitzen und daß äußere Entwicklungsbedingungen (Außenfaktoren) oder im Inneren des Organismus im Laufe der Entwicklung sich einstellende, innere Bedingungen, (die jedoch für die Geschlechtszellen Außenbedingungen darstellen) darüber entscheiden, daß einzelne Zellen oder Zellkomplexe zu männlichen, andere zu weiblichen Gameten werden. Jede Zelle des betr. Organismus hat mithin die Fähigkeit, entweder nach der weiblichen oder nach der männlichen Richtung hin sich zu entwickeln, und es hängt einzig und allein von den Umweltbedingungen im weitesten Sinne ab, welche der beiden Richtungen eingeschlagen wird, ob die Zelle eine männliche oder weibliche Tendenz erhält, wie wir das mit Correns (1907, 1913) nennen. Wir haben gar keinen Grund zu der Annahme, daß besondere Erbfaktoren für Zwittrigkeit hier wirksam sind, oder daß der zwittrige Zustand durch gegeneinander ausbalancierte Geschlechtsgene (männliche und weibliche Geschlechtsbestimmer, Realisatoren, s. S. 27) bedingt sei. Solche Annahmen bedeuten, so lange nicht Experimente vorliegen, die das Vorhandensein solcher Erbfaktoren beweisen würden, nur eine unnötige Komplikation. Was das Geschlecht ist, d. h. worauf die Fähigkeit einer Zelle beruht, entweder eine männliche oder weibliche Tendenz zu erlangen (bei Erhaltenbleiben dieser doppelten Reaktionsfähigkeit, also der Potenzen beiderlei Geschlechtes) wissen wir z. Zt. nicht. Das eigentliche Wesen der Sexualität ist eben trotz der großen Fortschritte der experimentellen Versuche noch unerkannt. Auf diese Frage kommen wir zum Schluß noch zurück. Hier können wir uns mit der Feststellung begnügen, daß eine Zelle die Potenzen zu beiden Geschlechtern besitzt[1]) und durch Umweltfaktoren veranlaßt wird, nur das eine oder andere Geschlecht zur Entfaltung zu bringen. Eine männliche oder weibliche Tendenz kann bei phänotypischer Geschlechtsbestimmung sowohl in der haploiden Phase wie in

1) Die eingehende Begründung hierfür erfolgt im Abschnitt III, S. 82.

der diploiden Phase herbeigeführt und festgehalten werden. Wir wollen im folgenden die beiden Typen getrennt behandeln.

### 1. Phänotypische Geschlechtsbestimmung in der Haplophase

#### *a*) Algen

Die einfachsten und klarsten Beispiele phänotypischer Geschlechtsbestimmung in der Haplophase finden wir bei den zwittrigen Spirogyren und Volvocineen. Bei beiden Algengruppen handelt es sich bestimmt um reine Haplonten (während diese Annahme für alle Grünalgen keineswegs als sicher gelten kann). In der Zygote erfolgt die Reduktion und alle Zellen sind haploid (Tröndle 1911, Dangeard 1898, Pascher 1916, Hartmann 1921, Schreiber 1925).

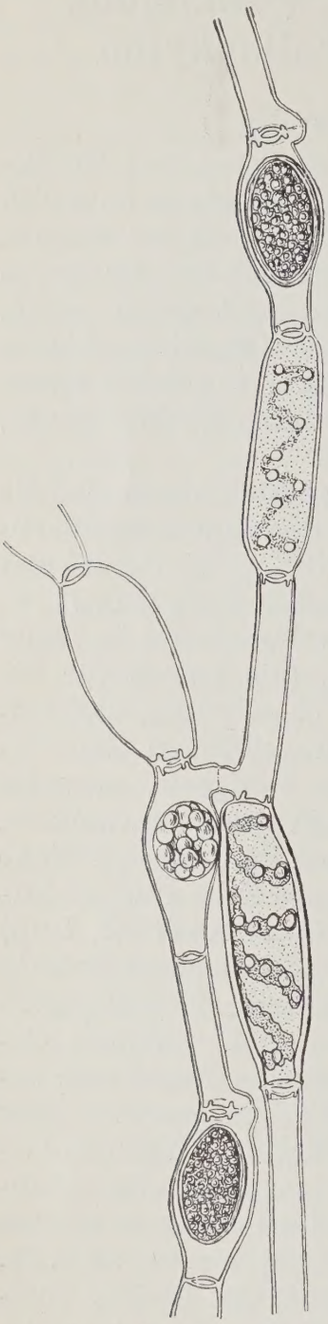


Abb. 1. *Spirogyra quadrata* (Konjugate Alge). Zwittrige Alge (haplosynöcisch) mit Seiten- und Leiterkopulation. Nach Petit 1880 aus Kniep 1928.

Es gibt nun bei den Spirogyren zwei Arten der Befruchtung: ein Teil der Formen zeigt sog. leiterförmige Kopulation, andere Formen zeigen seitliche Kopulation. Im letzten Falle kopulieren Zellen desselben Fadens miteinander, wobei männliche und weibliche Gameten dadurch zu unterscheiden sind, daß die ersten zu den letzten hinüberwandern, um mit ihnen dort zu verschmelzen. Bei leiterförmiger Kopulation treten die ♂ Gameten eines Fadens durch einen Kopulationskanal, der beide Fäden verbindet, zu den ♀ Gameten eines anderen Fadens über. Formen mit seitlicher Kopulation sind natürlich stets gemischtgeschlechtlich (synöcisch); leiterförmige Kopulation dagegen findet sich sowohl bei getrenntgeschlechtlichen heteröcischen, wie bei gemischtgeschlechtlichen synöcischen, im letzten Fall meist neben seitlicher Kopulation (Abb. 1). Bei Leiterkopulation von gemischtgeschlechtlichen Formen erfolgt die Kopulation vielfach „übers Kreuz". Tröndle (1907) und Hemmleben (1922) haben nachgewiesen, daß bei seitlicher Kopulation die kopulierenden Gameten nicht direkt Schwesterzellen sind, sondern in der Regel Enkelzellen, was darin zum Ausdruck kommt, daß immer zwei Zellen gleichen Geschlechtes nebeneinander liegen, die Tröndle Doppelzellen nennt. Die Zellwände zwischen Zellen gleichen Geschlechts sind ungefaltet und werden deshalb von ihm als die jüngeren angesprochen, die übrigen gefaltet (Abb. 2). Auf diese paarweise Anordnung der männlichen und weiblichen Zellen haben auch schon ältere Autoren hingewiesen, so Hassall (1842), Overton (1888), Bennett und Murray (1889), W. und G. S. West (1898) und Robertson (1899). Weiterhin hat Tröndle beobachtet, daß die Zygotenbildung an verschiedenen, weit voneinander entfernten Stellen eines Fadens beginnt und dann nach beiden Richtungen fortschreitet, wobei es vorkommen kann, daß zwei Zellen einer solchen Doppelzelle verschiedenen Geschlechtes sein können (Abb. 2b).

Das Auftreten von gleichgeschlechtlichen Doppelzellen und somit die Geschlechtstrennung bei oder nach der vorletzten Zellteilung ist aber durchaus

keine Erscheinung, die wir bei allen gemischtgeschlechtlichen *Spirogyra*-Arten mit Seitenkopulation antreffen. Ja selbst bei Formen, bei denen gewöhnlich „Doppelzellen" vorkommen, kann die Geschlechtstrennung sowohl auf die letzte Teilung, wie auch auf frühere Teilungen verschoben sein. Im ersten Fall ist dann von den beiden „Doppelzellen" eine ♂, die andere ♀, im letzten liegen mehrere Zellen gleichen Geschlechts nebeneinander, die natürlich nur bei leiterförmiger Kopulation zur Befruchtung gelangen können. In diesem Falle kann es vorkommen, daß auf längere Strecken eines Fadens Zellen vom gleichen Geschlecht auftreten (Abb. 3). Hier scheint die gegenseitige „geschlechtliche Stimmung" der Fäden von Einfluß auf die Geschlechtsbestimmung zu sein. Wir kommen auf diesen Fall bei der Besprechung der relativen Sexualität noch zurück.

Man hat nun vielfach angenommen (besonders Hemmleben ist sehr dafür eingetreten), daß bei den

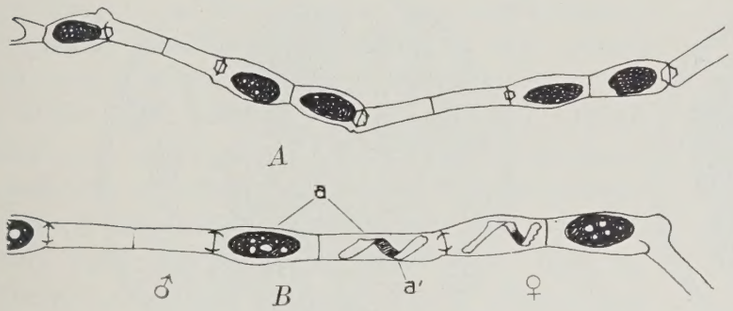



Abb. 2. *Spirogyra spreeiana* (Konjugate Alge). Zwitter mit Seitenkopulation. *A* Doppelzellen. *B* Doppelzellen, bei der mittleren eine Zelle ♂ *(a')*, die andere ♀ *(a)*. Nach Tröndle 1907.

getrenntgeschlechtlichen Spirogyren, die ausschließlich leiterförmige Kopulation aufweisen, die also innerhalb eines Fadens nur männliche oder nur weibliche Gameten enthalten, die Geschlechtsbestimmung genotypisch erfolge und durch die Reduktionsteilung in der Zygote festgelegt sei. Wie jedoch Czurda (1925) neuerdings für *Spirogyra weberi* durch Kulturversuche gezeigt hat, ist dieser Schluß nicht richtig. Czurda hat von kopulierenden Fäden einzelne vegetativ gebliebene Zellen männlicher wie weiblicher Fäden abgetrennt und gesondert weiter kultiviert. In diesen Kulturen wurden später (nach 10—20 Tagen) normale rein leiterförmige Kopulationen festgestellt, und zwar in zwei Kulturen, die von rein männlichem und einer Kultur, die von rein weiblichem Zellenmaterial ausgegangen war. Hier muß also einfach in früheren Entwicklungsstadien phänotypische Geschlechtstrennung stattgefunden haben, und ganze Zellfäden sind dadurch phänotypisch weiblich oder männlich geworden. Durch dieses Resultat von Czurda ist natürlich in keiner Weise bewiesen, daß es nicht doch auch genotypisch haploheteröcische Spirogyren gibt. Ein strenger

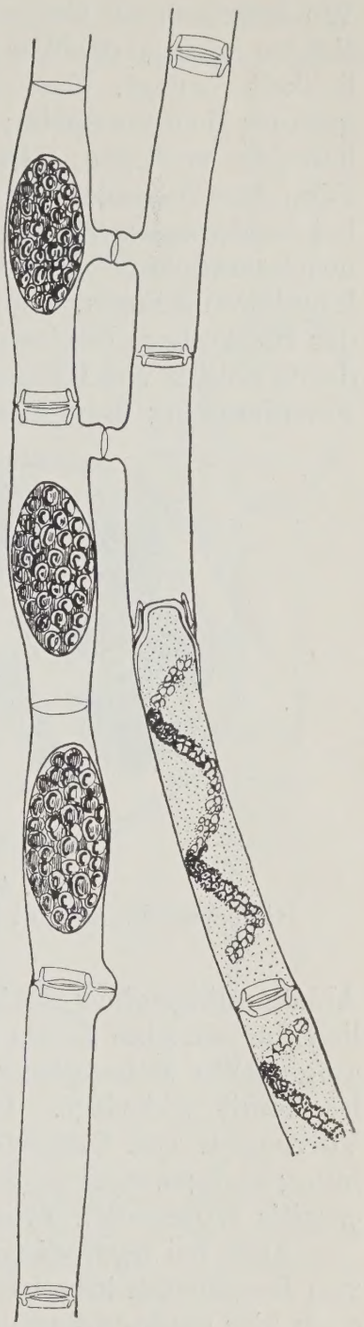


Abb. 3. *Spirogyra grevilleana* (Konjugate Alge). Seiten- und Leiterkopulation. Im linken Faden drei ♀ Zellen nebeneinander. Nach Kniep 1928.

Nachweis dafür kann allerdings nur durch Aufzucht von Zygotenmaterial resp. parthenogenetischen Gameten erfolgen.

Wir kommen nun zu den Chlorophyceen und beginnen mit den isogamen Volvocineen, bei denen neben haplo-genotypischer (s. unten S. 28) neuerdings vielfach auch phänotypische Geschlechtsbestimmung sicher nachgewiesen ist. Wo Isogamie bei Grünalgen sich findet, kann heute nur in wenigen Fällen eine sichere Aussage darüber gemacht werden, ob Gemischt- oder Getrenntgeschlechtlichkeit vorliegt. Eine sichere Aussage darüber ist meist nur möglich auf Grund genauer Zuchtversuche; nur in seltenen Fällen, wo besondere Organisationsverhältnisse vorliegen, läßt sich auf Grund der älteren Literaturangaben eine bestimmtere Aussage über diesen Punkt machen. So hat schon HIERONYMUS (1884) bei *Stephanosphaera pluvialis* beobachtet, daß die von den 8 Zellen einer Stephanosphaerakolonie gebildeten Gameten noch innerhalb der Kolonie reichlich kopulieren können, womit also sicher phänotypische Geschlechtsbestimmung in der Haplophase bewiesen ist (Abb. 4). Dieses Resultat hat BR. SCHULZE (1927) durch Kultur von Klonen, die unter geeigneten Bedingungen zur geschlechtlichen Fortpflanzung übergingen, bestätigt. Dabei konnte er auch feststellen, daß

Abb. 4. *Stephanosphaera pluvialis* (Volvocinee).
Gametenbildung und Kopulation innerhalb der Elternkolonie (haplosynöcisch).
Nach HIERONYMUS 1884.

Abkömmlinge einer einzigen Zelle miteinander kopulierten; denn er sah gelegentlich nur einzelne Zellen zur Gametenbildung schreiten. Die von HIERONYMUS aufgestellte Behauptung, daß die Abkömmlinge einer Zelle nicht kopulieren, ist damit widerlegt. Im KNIEPschen Institut ist ferner noch für folgende Volvocalen von STREHLOW (unveröff.) haplophänotypische Geschlechtsbestimmung nachgewiesen worden: *Chlamydomonas monoica* STREHLOW, *Chlamydobothrys gracilis* KORSCHIK., *Chlamydobothrys stellata* KORSCHIK. und *Polytoma uvella*.

Auch bei *Hydrodictyon* (Protococcale) hat bereits KLEBS (1890) Kopulationen von Isogameten innerhalb der Membran der Mutterzelle beobachtet, so daß also auch hier haplo-phänotypische Geschlechtsbestimmung sichergestellt ist, da eine Hydrodictyonzelle wohl fraglos als haploid anzusprechen ist.

Bei der Protococcale *Chlorochytrium lemnae* COHN hat KLEBS (1881) ebenfalls Kopulation von gleichen zweigeißeligen Planogameten innerhalb der stark aufgequollenen gallertigen Membran der Mutterzelle (Gametangium) beobachtet. Trotzdem kann hier nicht entschieden werden, ob es sich um phänotypische oder genotypische Geschlechtsbestimmung handelt. Zwar geht nach KORSCHIKOV (1927) bei der Keimung der Zygote die Reduktionsteilung vor sich, und die Alge ist demnach haploid. Da aber scheinbar keine Kerne zugrunde gehen und der aus der Zygote entstammende einzellige (aber vielkernige) Keimling direkt zum Gametangium wird, so liegt hier die Möglichkeit vor, daß genotypisch weibliche

und männliche Kerne innerhalb einer Zelle vorhanden sind, ein sog. Miktohaplont (Kniep 1928)[1]) vorliegt. Die kopulierenden Gameten könnten daher auch genotypisch getrenntgeschlechtlich sein. Eine endgültige Entscheidung ließe sich in diesem Fall wohl nur treffen, wenn isolierte Gameten parthenogenetisch zur Entwicklung gebracht werden könnten. Wäre die Geschlechtstrennung genotypisch, dann könnten in einer solchen Kultur nur Gameten eines Geschlechts entstehen und Kopulation innerhalb der Cyste wäre nicht möglich.

Leichter als bei den isogamen Grünalgen ist die Entscheidung, ob phänotypische Geschlechtsbestimmung vorliegt, bei fadenförmigen Grünalgen mit ausgeprägter Anisogamie.

Das gilt z. B. für *Cylindrocapsa*, *Coleochaete*, ferner für viele *Oedogonium*- und *Vaucheria*arten, bei denen Oogonien und Antheridien an dem gleichen Faden zur Ausbildung gelangen. Wenn diese Algen haploid sind, was wahrscheinlich, aber nicht sicher erwiesen ist, dann liegt hier haplophänotypische Geschlechtsbestimmung vor. Auch die sog. nannandrischgynandrosporen Oedogonien, die insofern getrenntgeschlechtlich sind, als ja getrennt besondere Zwergmännchen zur Ausbildung kommen, sind phänotypisch gemischtgeschlechtlich, da Oogonien und Androsporen, welch letztere sich zu Zwergmännchen entwickeln, auf demselben Faden gebildet werden (Abb. 5).

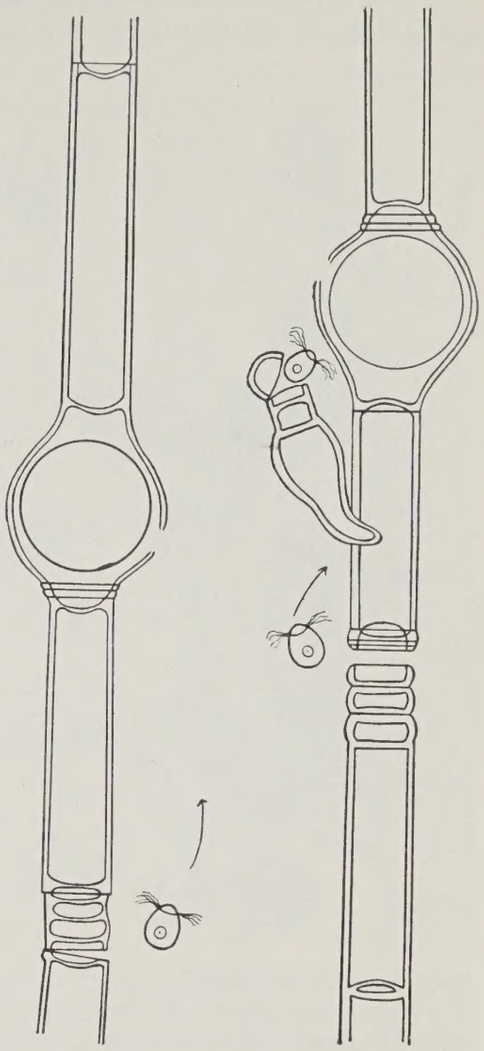


Abb. 5. *Oedogonium* (Grünalge). *a* Synöcische Form. *b* Nannandrischgynandrospore Form. Schematisch. Nach Kniep 1928.

Die isogame Siphonocladiacee *Dasycladus clavaeformis* ist, wie Berthold (1880) bereits festgestellt hatte, getrenntgeschlechtlich, was die neueren eingehenderen Untersuchungen von Jollos (1926) bestätigt haben. Es kopulieren nur Gameten, die von verschiedenen Pflanzen gebildet werden, und es läßt sich durch Kombination zahlreicher isolierter Gametensorten zeigen, daß es zwei Sorten von Pflanzen gibt; Gameten derselben Sorte kopulieren nicht, die von verschiedenem Geschlecht (+- und —-Geschlecht) kopulieren (vgl. hierzu S. 91). Da allgemein die Clorophyceen als reine Haplonten angesehen werden, so hat man diese strenge Geschlechtstrennung der *Dasycladus*pflanzen auf haplogenotypische Geschlechtsbestimmung zurückgeführt. Nun hat aber Jollos bei seinen eingehenden Untersuchungen gefunden, daß speziell am Schlusse der Fortpflanzungsperiode ein ziemlicher Prozentsatz der Pflanzen zwittrig (synöcisch) ist. Das läßt vermuten, daß die Geschlechtsdifferenzierung doch nicht genotypisch, sondern phänotypisch vor sich geht, und die Getrenntgeschlechtlichkeit durch eine frühzeitige sexuelle Determinierung in jungen Entwicklungsstadien

1) Miktohaplonten nennt Kniep (1928) Haplonten, die zwar lauter haploide Zellen, resp. Kerne aufweisen, die aber genotypisch nicht alle miteinander übereinstimmen (Beispiele: der vierzellige Keimling von *Gonium*, das Promycel von *Ustilago violacea*).

erfolgt, wie wir das ja auch bei *Spirogyra weberi* kennengelernt haben und auch für *Ectocarpus siliculosus* noch kennen lernen werden (s. S. 11). Unentschieden ist außerdem, ob die Dasycladen Haplonten sind. Nachdem nämlich für die Siphonee *Codium tomentosum* MAY M. WILLIAMS (1925) angegeben hat, daß sie diploid ist und die Reduktion erst bei der Gametenbildung erfolgt[1]), muß man mit einem solchen Verhalten auch für *Dasycladus* rechnen. In letzterem Falle würde also phänotypische Geschlechtsbestimmung in der Diplophase vorliegen.

Die gleichen Überlegungen gelten auch für die verwandte *Acetabularia mediterranea*. Auch hier ist die Geschlechtsbestimmung vermutlich phänotypisch. STRASSBURGER (1882) hatte angegeben, daß die Kopulation nur erfolge, wenn Gameten aus verschiedenen Gametangien (Cysten) abstammen. Genauere Untersuchungen von HARTMANN und HÄMMERLING (uned.) haben jedoch abweichende Resultate ergeben. Ein Teil der Pflanzen stellte sich als streng getrenntgeschlechtlich heraus, Kopulation trat nur ein, wenn Gameten verschiedener Pflanzen (nicht nur solche verschiedener Cysten derselben Pflanzen), kombiniert wurden. Bei 75 % der Individuen konnte aber Zwittrigkeit festgestellt werden. Ob dabei auch Kopulationen zwischen Gameten derselben Cyste möglich sind, war nicht feststellbar. So dürfte es sich wohl auch hier um phänotypische Geschlechtsbestimmung handeln.

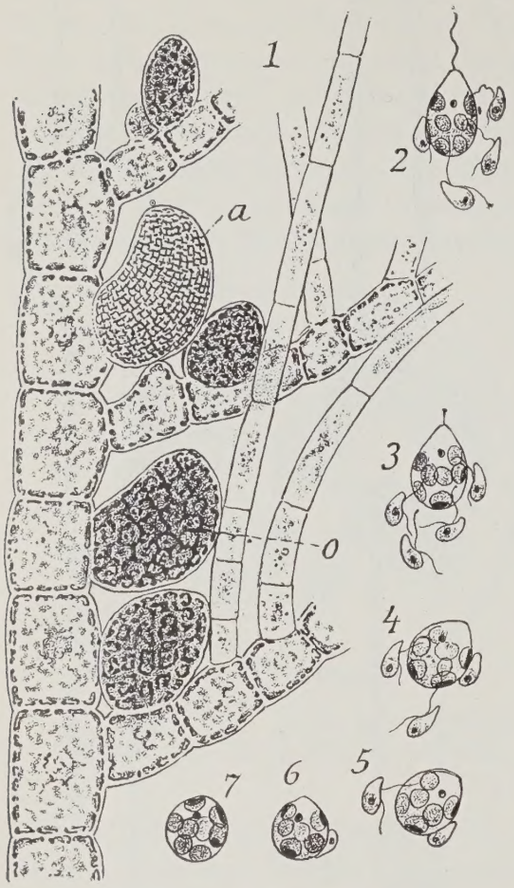



Abb. 6. *Giffordia (Ectocarpus) secunda* BATTES (Braunalge). Anisogame zwittrige Pflanze (haplosynöcisch). 1 Zweig mit Antheridien *(a)* und Oogonien *(o)*. 2—7 Befruchtung. Nach BORNET und SAUVAGEAU aus OLTMANNS 1922.

Dagegen haben sich *Cladophora pellucida* (HUDS.) KÜTZ., die ebenfalls zu den Siphonocladiaceen gehört, und mehrere *Chaetomorpha*-Arten nach unveröffentlichten Versuchen von FÖYN und HARTMANN als streng getrenntgeschlechtlich erwiesen, so daß hier die Annahme genotypischer Geschlechtstrennung nahe liegt (s. unten S. 30).

Wenn wir uns nun den Braunalgen zuwenden, so gibt es fraglos unter den Ectocarpales eine große Anzahl von Arten, die phänotypisch gemischtgeschlechtlich in der Haplophase sind. Wenn die Gameten deutliche Unterschiede aufweisen, wie bei *Nemoderma tingitana* (KUCKUCK 1912), *Giffordia* (*Ectocarpus*) *secunda* (SAUVAGEAU 1896), *Myriotricha clavaeformis* und *M. filiformis* (KARSAKOFF 1892), so ist die Synöcie ja ohne weiteres ersichtlich (Abb. 6). Aber auch bei rein isogamen Formen, wie *Ectocarpus siliculosus* von Helgoland (KUCKUCK 1912), *Pylaiella litoralis* (KNIGHT 1923), *Lithoderma fatiscens* (KUCKUCK 1912) und anderen Arten liegt sicher Zwittrigkeit vor, und die sexuelle Differenzierung erfolgt am Schluß der Haplophase.

Dagegen ist der *Ectocarpus siliculosus* aus Neapel streng getrenntgeschlechtlich. Das haben schon ältere Beobachtungen von BERTHOLD (1881) und OLTMANNS (1897) gezeigt, und hat HARTMANN (1925) durch ausgedehnte Befruchtungs-

1) Diese Angabe scheint mir allerdings durch die wiedergegebenen Abbildungen von WILLIAMS nicht sicher erwiesen.

kombinationen mit Gameten von ca. 200 Pflanzen in zwei aufeinanderfolgenden Jahren eingehend bestätigt. Da sich hier sowohl die männlichen wie die weiblichen Gameten parthenogenetisch entwickeln, und aus solchen parthenogenetischen Gameten Kulturen gezogen werden konnten, die wiederum Gameten bildeten, so konnte auf diese Weise streng geprüft werden, ob die hier auftretende Getrenntgeschlechtlichkeit genotypisch oder phänotypisch bedingt ist. Es zeigte sich auch hier, daß wahrscheinlich keine genotypische Geschlechtstrennung vorliegt, denn in einer Kultur aus ♂ Gameten kam es zur Ausbildung von beiderlei Gametensorten und zu Kopulation (uned.). Die Geschlechtstrennung kann also auch hier (falls sich das Resultat in weiteren Versuchen bestätigt) nur phänotypisch erfolgt sein, die aber schon in einem verhältnismäßig frühen Entwicklungsstadium in Kraft getreten sein muß. In welchem Entwicklungsstadium und durch welche Einflüsse das geschieht, muß weiter untersucht werden.

Abb. 7. *Zanardinia collaris* (Braunalge, Cutleriale). Zwittrige Pflanze mit ♀ und ♂ Gametangien.
Nach Yamanouchi 1923 aus Kniep 1928.

Abb. 8. *Nemalion multifidum* (haplobiontische Rotalge). Zwittrige Pflanze (haplosynöcisch) mit Karpogon *(cpg)* und Antheridienstand *(ast)*.
Nach Thuret aus Oltmanns 1923.

Die höheren Gruppen der Braunalgen sind zum großen Teil genotypisch getrenntgeschlechtlich und werden uns daher in einem späteren Kapitel beschäftigen, doch sind sowohl bei den Cutleriales wie bei den Dictyotales auch zwittrige Formen bekannt. So bildet *Zanardinia collaris* (Abb. 7) auf demselben Gametophyten nebeneinander männliche und weibliche Gametangien (Reinke 1876) und unter den Dictyotales sind *Dictyota hesperida* (Setschell und Gardner 1924) und *Padina pavonia* (Reinke 1878) zwitterig.

Bei den Rotalgen gibt es bekanntlich zwei hinsichtlich des Generations- und Kernphasenwechsels wesentlich verschiedene Gruppen, haplobiontische und diplohaplobiontische (s. Hartmann, Bd. I A). Die ersteren, zu denen *Batrachospermum*, *Nemalion* und *Scinaia* gehören, sind wohl vorwiegend zwittrig (Abb. 8), während die diplohaplobiontischen zum großen Teil getrenntgeschlechtlich sind. Das trifft aber durchaus nicht allgemein zu. Denn es gibt unter den haplobion-

tischen Florideen auch getrenntgeschlechtliche Arten, wie umgekehrt unter den diplohaplobiontischen auch zwittrige[1]). Ob die Geschlechtsbestimmung bei den getrenntgeschlechtlichen genotypisch erfolgt, wissen wir nur von einigen diplohaplobiontischen getrenntgeschlechtlichen Formen, wie *Griffithsia bornetiana* (Lewis 1909). Da sonst Kulturversuche (besonders auch bei den haplobiontischen, getrenntgeschlechtlichen Formen) fehlen, läßt sich nichts Bestimmtes über den Modus der Geschlechtsbestimmung sagen.

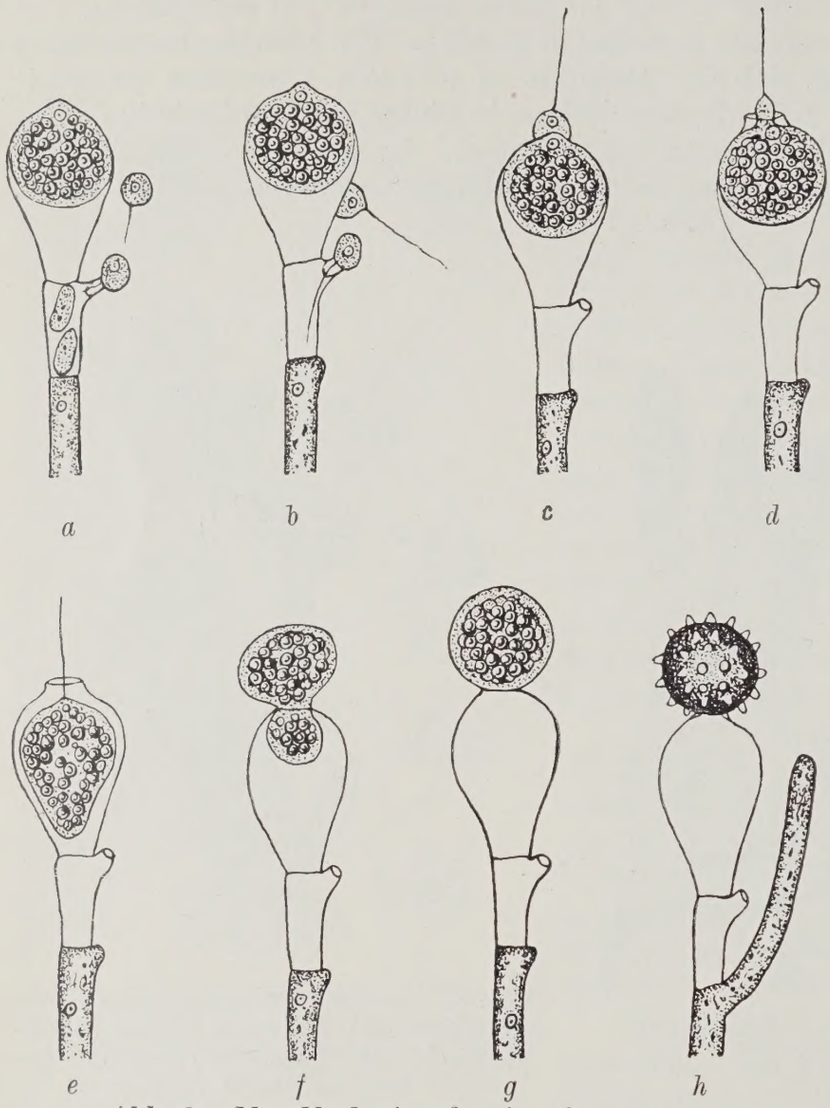



Abb. 9. *Monoblepharis sphaerica* (Oomycet). Anisogamer zwittriger Pilz (haplosynöcisch). Befruchtung und Zygotenbildung. *a—d* Befruchtung; obere Zelle Oogon (Ei), darunter schmales Antheridium mit eingeißligen Spermatozoiden. *e—h* Zygotenbildung. Nach Woronin 1904.

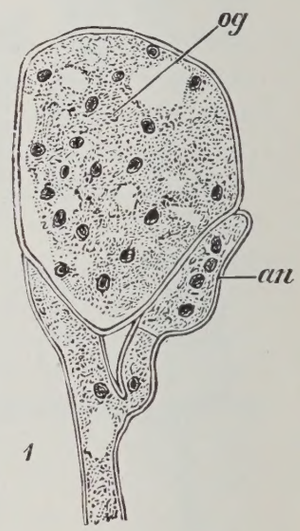



Abb. 10. *Peronospora parasitica* (Oomycet). Zwittriger (haplosynöcischer) Pilz mit Antheridien *(a)* und Oogonien *(og)* auf demselben Mycel. Vergr. 666fach. Nach Wager aus Bonner Lehrbuch.

### β) Pilze

Die meisten Pilze sind entweder reine Haplonten oder Diplohaplonten; da bei vielen Pilzen Zwittrigkeit vorkommt, so handelt es sich in all den Fällen, wo dieselbe sicher erkennbar ist, um phänotypische Geschlechtsbestimmung in der Haplophase. Da hier wenigstens bei den meisten Gruppen die kopulierenden Gameten oder Gametangien deutlich sexuelle Unterschiede aufweisen, so ist die Zwittrigkeit und dementsprechend die phänotypische Geschlechtsbestimmung

1) Eine ausführliche Liste der getrenntgeschlechtlichen und gemischtgeschlechtlichen Arten findet sich bei Kniep (1928).

hier in vielen Fällen leicht festzustellen. So ist es z. B. unter den Oomyceten bei *Monoblepharis* (Abb. 9), ferner bei den meisten Saprolegniaceen, Pythiaceen und Peronosporaceen (Abb. 10), bei denen weibliche und männliche Geschlechtsorgane auf denselben Mycelfäden zur Ausbildung gelangen. Ja selbst bei den sog. diklinen Pythiaceen, bei denen die Geschlechtsorgane stets auf verschiedenen Mycelfäden zur Ausbildung gelangen, ist wenigstens in einzelnen

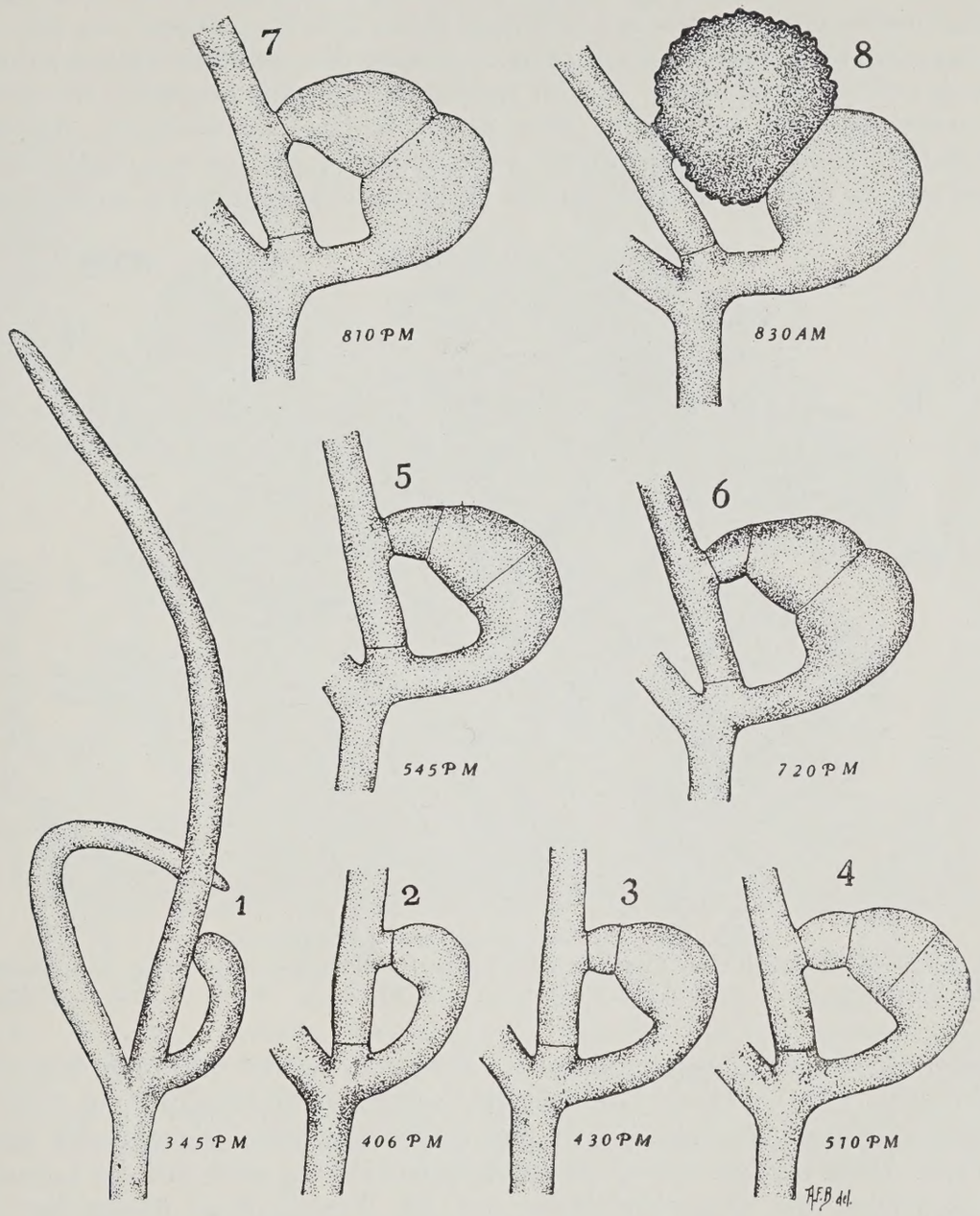



Abb. 11. *Zygorrhynchus heterogamus* (Mucorinee).
Anisogamer zwittriger Pilz (haplosynöcisch) mit Gametangienkopulation. 1—7 Aufeinanderfolgende Stadien der Zygotenbildung. Am Terminalast entsteht das ♂ Gametangium (Antheridium), am Lateralast das ♀ Gametangium (Oogon) [3—6]. Nach Blakeslee 1913.

Fällen Synöcie nachgewiesen. So haben Pethybridge und Murphy (1913) in Kulturen von *Phythophtora infestans*, die aus einzelnen isolierten Konidien ausgegangen waren, die Bildung von Oogonien und Antheridien beobachtet, und neuerdings hat Murphy (1918) die Synöcie für *Phytophtora erythroseptica*, eine streng dikline Art, experimentell nachgewiesen. Aus isolierten einzelnen Hyphen hat er Mycelien kultiviert, von denen beiderlei Geschlechter gebildet

wurden. Daß es aber auch echte genotypische Geschlechtstrennung gibt, werden wir noch später kennenlernen (s. S. 32).

Für die isogamen Zygomyceten (Mucorineen) hat Blakeslee (1904, 1906 usw.) nachgewiesen, daß meist haplogenotypische Geschlechtsbestimmung vorliegt. Es gibt aber auch in dieser Gruppe synöcische Formen, von denen wenigstens ein Teil zudem deutliche Geschlechtsunterschiede an den kopulierenden Gametangien erkennen läßt. Bei den entsprechenden Formen wie *Zygorrhynchus heterogamus*, *Absidia spinosa* und anderen entsteht immer aus dem Terminalast das männliche Gametangium (Antheridium), aus dem Lateralast das weibliche Oogon (Abb. 11). Bei vielen dieser Formen wie *Absidia spinosa* ist die phänotypische Geschlechtsdifferenzierung noch sehr labil. Das gibt sich darin zu erkennen, daß der ♀ determinierte Seitenast, wenn er nicht zur Kopulation gelangt war, weiterwachsen und seinerseits einen Seitenast zweiter Ordnung erzeugen kann, wobei nun der

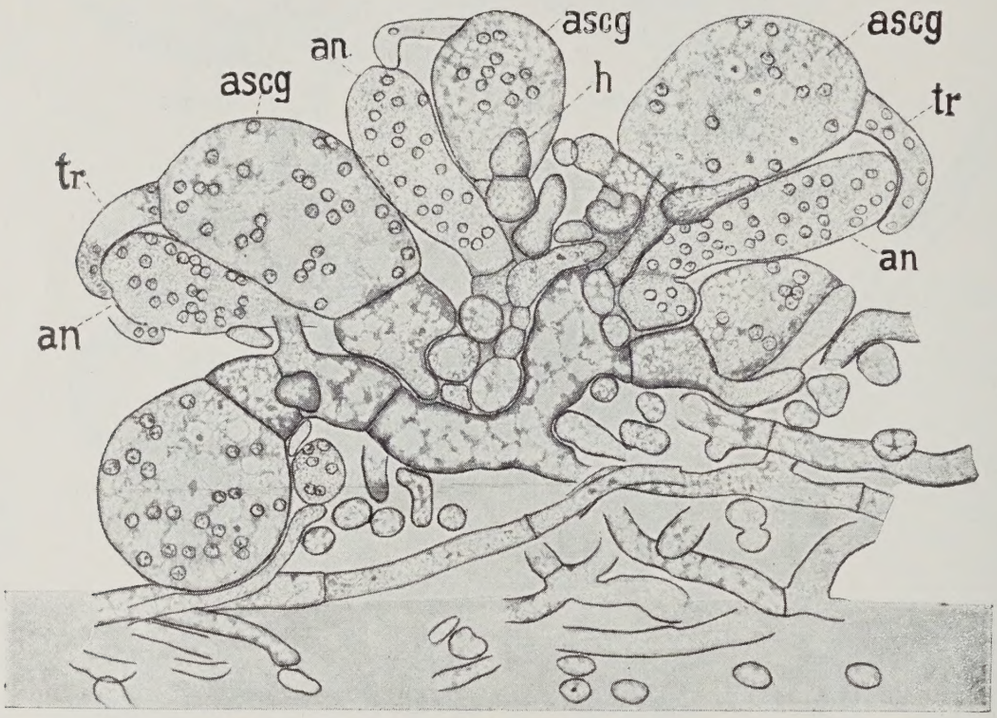



Abb. 12. *Pyronema confluens* (Ascomycet).
Vertikalschnitt durch eine Fruchtkörperanlage (haplosynöcisch). *ascg* = Ascogon. *tr* = Trichogyne. *an* = Antheridium. Vergr. 675fach. Nach Claussen 1912.

Seitenast erster Ordnung gegenüber dem Seitenast zweiter Ordnung ♂ geworden ist (Burgeff 1924). Diese Labilität der sexuellen Determinierung tritt auch in gewissen Kombinationen, sei es mit getrenntgeschlechtlichen oder anderen zwittrigen Arten zutage, wobei die Antheridienbildung auch auf die Lateraläste und umgekehrt die Oogonienbildung auf die Terminaläste übergreifen kann (Blackeslee, Burgeff). Wir kommen darauf später noch in anderem Zusammenhang zurück (s. S. 98).

Entsprechende Verhältnisse, wie sie oben für die Oomyceten geschildert wurden, treffen wir auch bei den Ascomyceten. Die typischen Formen sind hier zwittrig, es werden männliche und weibliche Geschlechtsorgane von demselben Mycel gebildet, wie z. B. bei *Pyronema confluens* (Abb. 12). Doch gibt es auch unter den Ascomyceten, wie wir später noch sehen werden (s. S. 43 u. f.), getrenntgeschlechtliche Formen mit genotypischer Geschlechtsbestimmung.

Umgekehrt sind die meisten Basidiomyceten auf Grund der neueren Forschung als genotypisch haploheteröcisch zu bezeichnen. Doch gibt es auch

Arten, wenn auch nur wenige, die gemischtgeschlechtlich sind. So hat Kniep (1913) in der Entwicklung von *Hypochnus terrestris* den merkwürdigen Fall beschrieben, daß bei einem ausnahmsweise rein diploiden Basidiomyceten die Geschlechtsbestimmung phänotypisch in der einzigen haploiden Zelle, die sich in dem Entwicklungsverlauf findet, zustandekommt (Abb. 13). Es geschieht dies in der Weise, daß direkt nach der Reduktion der Kern der einkernigen haploiden Basidiospore, noch ehe sie zur Abschnürung gelangt, sich durch eine gewöhnliche Äquationsteilung in zwei Kerne teilt. Auf diese Weise entsteht sofort bei der Keimung ein zweikerniges diploides Mycel, das durch konjugierte Kernteilungen unter

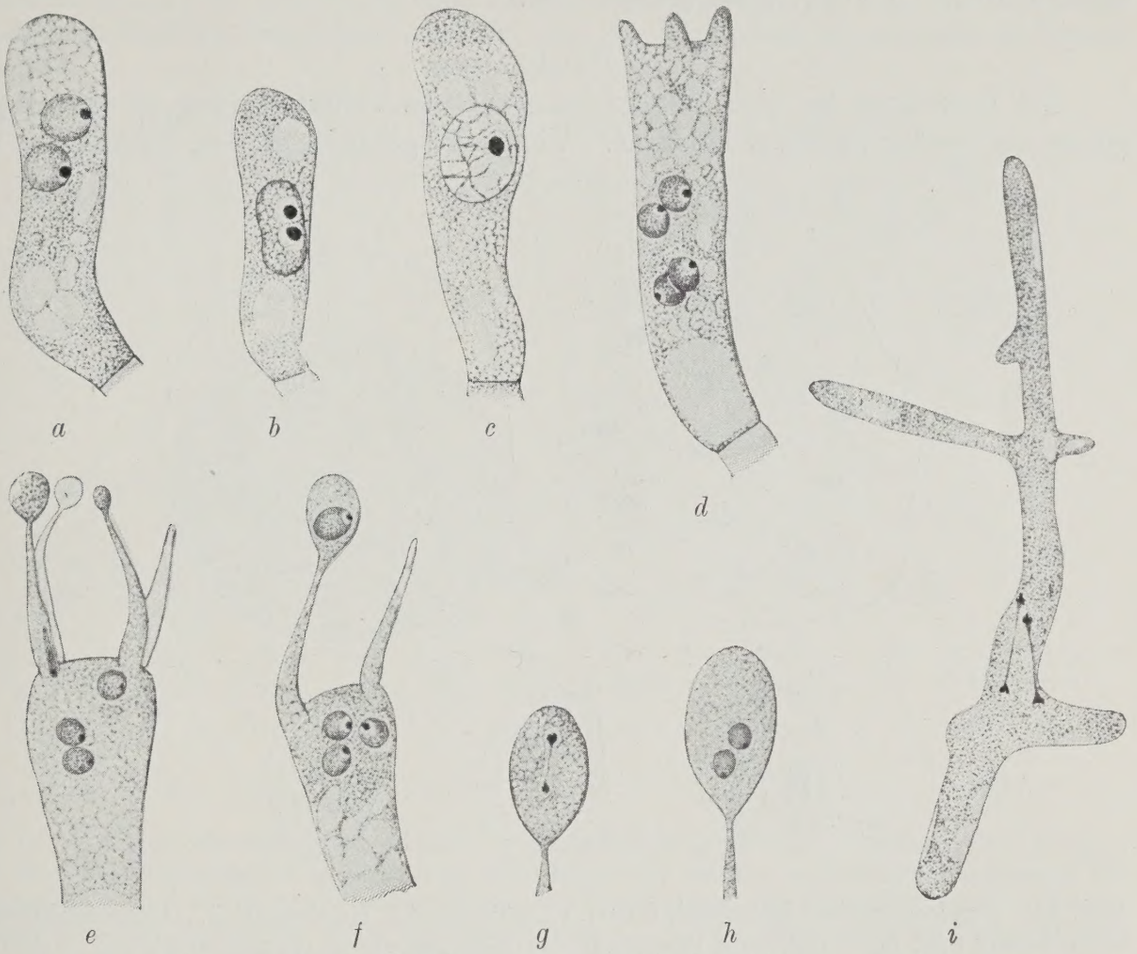



Abb. 13. *Hypochnus terrestris* (Basidiomycet). Diploider Pilz mit extremer Autogamie (haplosynöcisch) bei der Entwicklung der Basidiosporen. *a* und *b* Karyogamie. *c* Diploides Syncarion. *d* Die vier haploiden Kerne. *e*, *f* Einwanderung der Gonenkerne in die Basidiosporenanlage. *g*, *h* Übergang zur Diplophase, Teilung in einen +- und —-Kern (haplophänotypisch). *i* Die Entwicklung diploiden Zweikernmycels aus der Basidiospore, erste konjugierte Kernteilung. Vergr. ca. 1300fach. Nach Kniep 1913.

Schnallenbildung wächst. Vor der Basidiosporenbildung verschmelzen die beiden Kerne und es erfolgt die Reduktion (Abb. 13, vgl. hierzu auch S. 50 u. 51, sowie Bd. I A). Die erste (haploide) Kernteilung in der Zygote führt also zur Bildung sexuell verschieden determinierter Kerne, deren Abkömmlinge später kopulieren (extreme Autogamie). Ein ähnlicher Fall mit reduzierter Haplophase und strenger Autogamie (also phänotypische Geschlechtsbestimmung) scheint auch bei *Sphaerobolus stellatus* vorzuliegen (Pillay 1923). Brunswick 1924 I hat außerdem für eine Anzahl *Coprinus*-Arten *(Copr. nartoticus, sterquilinus, stercorarius)* in Kulturen von Einspormycelien das Auftreten von Schnallen bildung und Paarkernmycelien beobachtet und somit eine Gemischtgeschlechtlich-

keit dieser Pilze nachgewiesen. Die cytologischen Verhältnisse sind bei den meisten Fällen allerdings nicht so klar wie bei den oben berichteten. Die Synöcie von *Coprinus sterquilinus* hat noch in anderer Weise HARDER (1927) durch einen interessanten Versuch bewiesen. Er isolierte aus Schnallenmycelien einkernige Zellen in der Weise, daß er die junge Schnalle vor der Verschmelzung mit der Basalzelle abtötete und diese Basalzelle zur Regeneration brachte. Auf diese Weise erzielte er also aus dem diploiden (zweikernigen) wieder ein haploides (einkerniges) Mycel. Dieses ging aber wieder zur Schnallenbildung über und erzeugte normale Fruchtkörper. Die Differenzierung der haploiden Paarkerne kann also nur phänotypisch erfolgt sein.

### γ) Protozoen

Bei Protozoen ist über phänotypische Geschlechtstrennung in der Haplophase nur wenig Sicheres bekannt. Vielleicht gehören diesem Typus der Geschlechtsbestimmung die Sexualitätsvorgänge der Klasse der Cnidosporidien und Haplosporidien an, die vermutlich reine Haplonten sind.

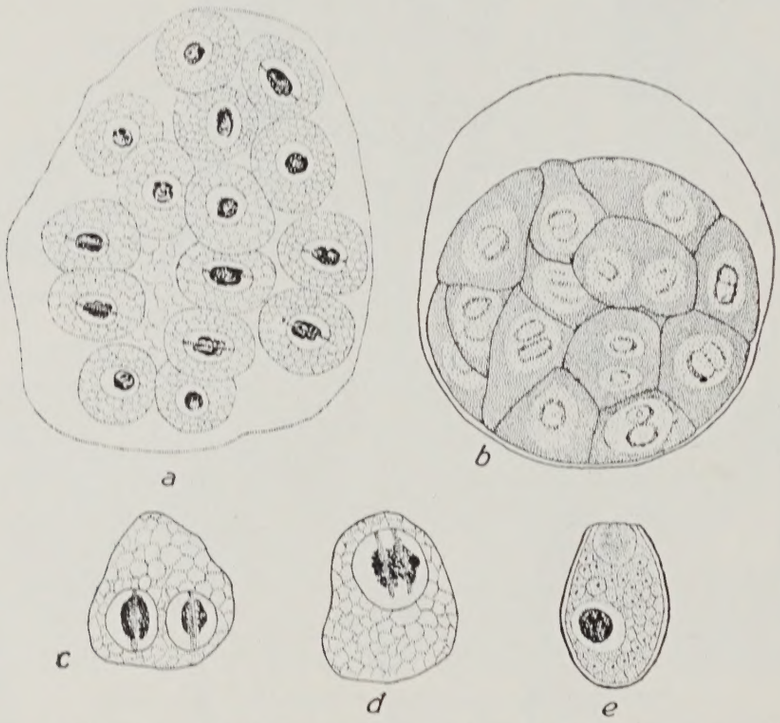



Abb. 14. *Haplosporidium limnodrili* GRAN. (Amöbosporid, Haplosporid). Gametenbildung, Befruchtung und Sporenbildung innerhalb des Eltergamonten (haplosynöcisch). *a* Fertige Gameten innerhalb der Elterncyste. *b* Cyste mit kopulierten Gameten (nach dem Leben). *c* Zygote mit unverschmolzenen, *d* desgl. mit verschmolzenen, jedoch noch gonomeren Kernen. *e* Fertige einkernige Cystozygote. Vergr. *a*, *c*—*e* 1800fach, *b* 900fach. Nach GRANATA 1914 aus HARTMANN.

Bei *Haplosporidium limnodrili* GRAN. vollzieht sich nach GRANATA (1914) die Kopulation der isogamen Gameten innerhalb der von den Gamonten ausgeschiedenen Cystenhülle, also streng pädogam (Abb. 14). Da der Gamont aus einer ungeschlechtlich entstandenen einkernigen Zelle sich entwickelt, und mit der Gametenbildung keine Reduktion verbunden zu sein scheint, so wird es sich wohl um phänotypische Geschlechtstrennung in der Haplophase handeln.

Ein sicherer Fall von phänotypischer Geschlechtsbestimmung in einer Haplophase liegt bei Infusorien mit isogamer Konjugation vor. Die Ciliaten sind zwar diploide Organismen, aber es findet bekanntlich nach der zweiten Reifeteilung eine dritte Teilung des Mikronucleus statt, durch die der haploide

Kern in einen ♂ Wanderkern und in einen ♀ stationären Kern zerlegt wird (Abb. 15). Daß trotz der Einwände Richard Hertwigs der Wanderkern der isogamen Ciliaten als männlich, der stationäre als weiblich differenziert anzusprechen ist, kann nach den neuen Beobachtungen von Dogiel 1925 nicht mehr bezweifelt werden. (Auf diese Frage kommen wir im Kapitel II noch einmal zurück, s. S. 76). Dann folgt aber daraus, daß hier durch eine einfache somatische Kernteilung, bei der an dem Kern keine genotypische Änderung eintritt, die Tochterkerne eine männliche und weibliche Tendenz erhalten. Das ist also ganz ähnlich wie in dem oben berichteten Falle von *Hypochnus*, nur ist die sexuelle Differenzierung hier auch äußerlich deutlich ausgeprägt. Dieser Fall erscheint theoretisch deshalb besonders wichtig, weil er zeigt, daß die sexuelle Differen-

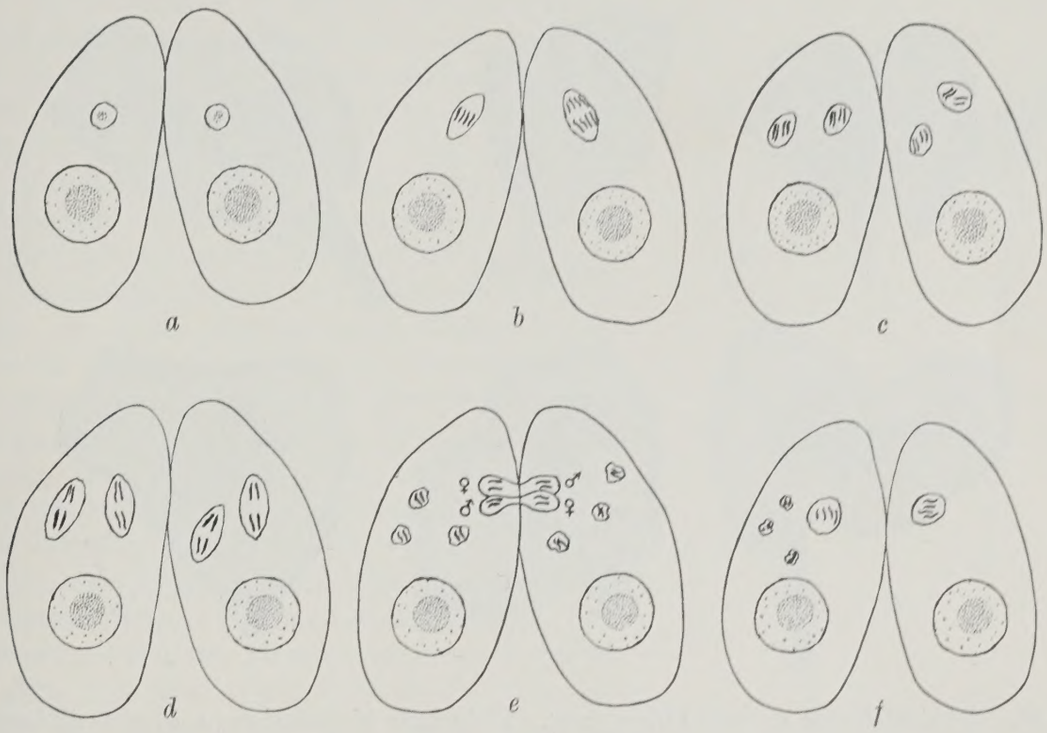



Abb. 15. *Chilodon uncinatus* Ehr. (Ciliat). Schema der isogamen Konjugation. Dem Schema sind die Untersuchungen von Enriques 1908 zugrunde gelegt. *a* Aneinanderlagerung der Konjuganten. *b* und *c* Erste Reifungsteilung (quationsteilung, vier Chromosomen). *d* Zweite Reifungsteilung (Reduktion, zwei Chromosomen). *e* Dritte Mikronukleusteilung (haplophänotypische Geschlechtstrennung) und Austausch der Kerne. *f* Karyogamie.
Aus Hartmann 1917.

zierung, die Herbeiführung einer sexuellen Tendenz an eine Kernteilung gebunden sein kann, ohne daß dabei genotypische Verschiedenheiten im Chromosomenbestand zustandekommen[1]).

### 2. Phänotypische Geschlechtsbestimmung der Diplophase.

Die phänotypische Geschlechtsbestimmung kann, wie eingangs erwähnt, nicht nur in der Haplophase, sondern auch in der Diplophase erfolgen. Dieser

1) Bei manchen Infusorien ist auch eine Verschiedenheit der Größe der konjugierenden Individuen konstant zu beachten (*Lacrymaria, Chilodon* [Enriques 1910], *Opisthotrichum,* [Dogiel 1925]), die von manchen Autoren (so besonders Dogiel) als Geschlechtsunterschiede angesprochen werden. Unserer Meinung nach ist diese Größenverschiedenheit aber noch kein Beweis für das Vorkommen sekundärer Geschlechtsunterschiede der Konjuganten, die ja sicher zwittrig sind. Nach Enriques tritt zudem die Verschiedenheit der Konjuganten erst im Verlauf der Konjugation auf, herbeigeführt durch die verschiedene Lage der Konjuganten. Ähnliche Verhältnisse kommen auch bei Diatomeen vor (s. S. 59).

Typus der Geschlechtsbestimmung entspricht der dritten Stufe bei CORRENS (Bd. II C 1928), welche die heterosporen Farne und die gemischtgeschlechtlichen Blütenpflanzen umfaßt. Bei den Protisten und Thallophyten ist es nicht angängig, diesen Typus der Geschlechtstrennung als eine phylogenetisch höhere Stufe von der haplophänotypischen abzuleiten, wie das bei den höheren Pflanzen wohl sicher der Fall ist; denn bei Protisten und Thallophyten finden wir ja, selbst bei den niedrigsten Gruppen, diploide Formen neben haploiden Formen, ohne daß man diese als primitivere bezeichnen kann.

Wenn nun innerhalb eines diploiden Zustands eine Geschlechtstrennung erfolgt, bei der die weiteren diploiden Stadien entweder eine männliche oder weibliche Tendenz erhalten, so ist natürlich auch in diesem Falle, da ja in den Chromo-

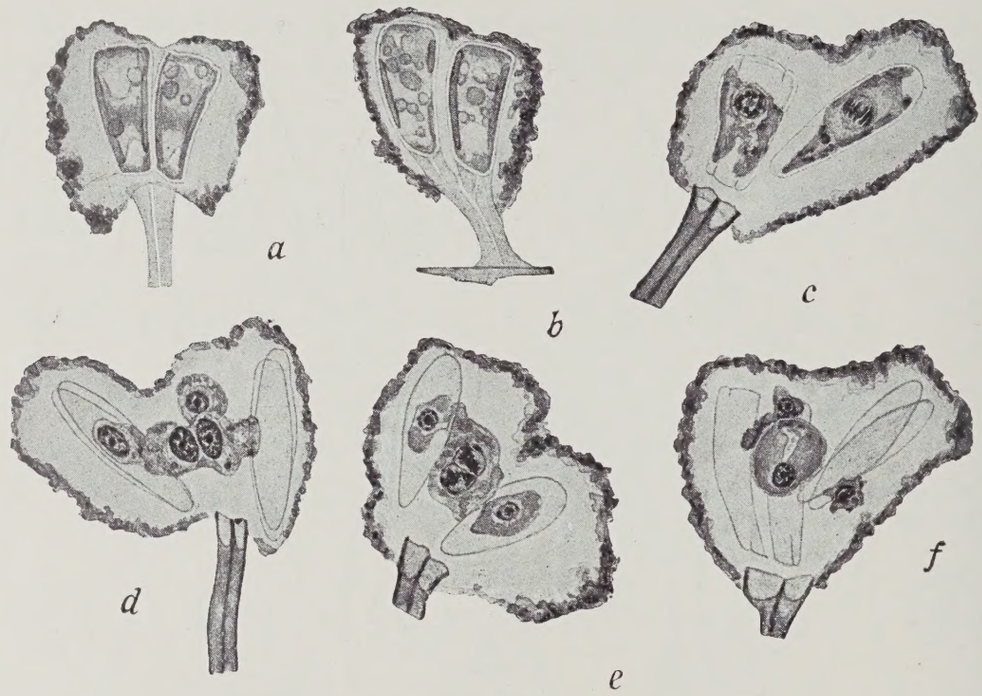



Abb. 16. *Rhoicosphenia curvata* (Diatomee). Pädogame Kopulation (*a*, *b*) mit diplophänotypischer Geschlechtsbestimmung. *a* und *b* Zwei Schwesterzellen von der Reduktionsteilung; *c* zwei nicht näher verwandte Gamonten während der Reduktion (Fremdbefruchtung); *d* Kopulation, in der Mitte die beiden später kopulierenden Gameten, oben und links die beiden degenerierenden Kerne; *e* späteres Kopulationsstadium, links oben und rechts unten die rudimentären Gameten; *f* Zygote mit verschmolzenem Kern und Membran, außerhalb davon die degenerierenden Gameten.
Vergr. ca. 600fach. Nach CHOLNOKY 1927.

somenbeständen keine Änderung eintritt, die erbliche Konstitution der differenzierten Geschlechter unverändert und es ist überflüssig, besondere Erbfaktoren für Zwittrigkeit anzunehmen.

### *a*) Algen

Unter den Algen liegen in der Klasse der Diatomeen (wenigstens der pennaten Diatomeen) reine Diplonten vor. Wie nicht anders zu erwarten, haben auch bei diesen Einzellern genaue Untersuchungen der neueren Zeit phänotypische Geschlechtstrennung aufgezeigt. So hat GEITLER (1927) für *Cocconeis placentula* var. *pseudolineata* diplophänotypische Geschlechtsbestimmung nachgewiesen, indem er zeigte, daß Zellen desselben Klons kopulieren. Diese Diatomee gehört zu den Formen, bei denen von einer Mutterzelle (Gamont) nur ein Gamet zur Ausbildung gelangt und bei der Reduktionsteilung zwei zugrundegehende Re-

duktionskerne gebildet werden. Die Gamonten oder Gametocyten werden hier also direkt zu Gameten. Bei der erwähnten Art zeigen die kopulierenden Gameten deutliche Geschlechtsunterschiede, indem der männliche kleiner, der weibliche größer ist und zudem der männliche in den weiblichen hinüberwandert. Auch bei *Cocconeis placentula* var. *klynoraphis* liegt phänotypische Geschlechtstrennung in der Diplophase vor, wenn auch keine Geschlechtsunterschiede zwischen den kopulierenden Gameten bei dieser Varietät nachzuweisen sind. Desgleichen läßt sich nach den Angaben von Cholnoky (1927) bei *Rhoicosphenia curvata* auf phänotypische Geschlechtstrennung in der Diplophase schließen. Hier handelt es sich um eine Diatomee, die denselben Typus der Kopulation aufweist, wie die vorher beschriebenen, und nach Cholnoky kopulieren öfter Gameten, die Tochterindividuen einer Mutterzelle sind (Abb. 16).

Bei den Grünalgen ist bisher nur für *Codium* das Vorkommen einer ausgesprochenen Diplophase angegeben, da nach May M. Williams die Reduktion bei der Gametenbildung erfolgt. In dieser Algengattung gibt es fraglos Formen, die zwittrig sind, da männliche und weibliche Gametangien auf derselben Pflanze ja sogar auf derselben Blase, vorkommen (nach Went 1889 *C. tomentosum* in Neapel und nach Schmidt 1928, *C. decorticatum* im Mittelmeer und den Azoren) (Abb. 17). Da die Reduktion erst in den Geschlechtsorganen erfolgt, so kann diese Geschlechtsbestimmung nur phänotypisch in der Diplophase vor sich gehen. Es gibt nun aber auch *Codium*-Formen, die sicher getrenntgeschlechtlich sind. Das hat schon Berthold (1881) für *Codium tomentosum* von Neapel angegeben und ich habe bei der Prüfung von etwa 100 Individuen dieser Art, sowie von *Cod. elongatum* in Neapel (Nov. 1924) gleichfalls stets die ♂ und ♀ Geschlechtsorgane auf verschiedene Individuen verteilt gefunden (uned.). Hämmerling traf dagegen 1926 gleichfalls in Neapel dieselben Arten in den Monaten September und Oktober teils gemischtgeschlechtlich (wie Went), teils getrenntgeschlichtlich. Das ließe daran denken, daß es von der Jahreszeit (also von Außenbedingungen) abhängt, ob dieselben Arten am gleichen Standort gemischtgeschlechtlich oder getrenntgeschlechtlich sind. Auf jeden Fall sprechen all diese Beobachtungen dafür, daß bei den Codien die Geschlechtsbestimmung phänotypisch in der Diplophase erfolgt, auch im Falle strenger Geschlechtstrennung. Die Außenbedingungen würden dann darüber entscheiden, ob die Geschlechtsbestimmung erst in den Blasen oder bereits in verschiedenen Blasen oder gar an verschiedenen Individuen zur Auswirkung kommt. Endgültige Entscheidung können hier nur eingehende Zuchtversuche erbringen. Daß es sich evtl. auch bei den Siphonocladialen

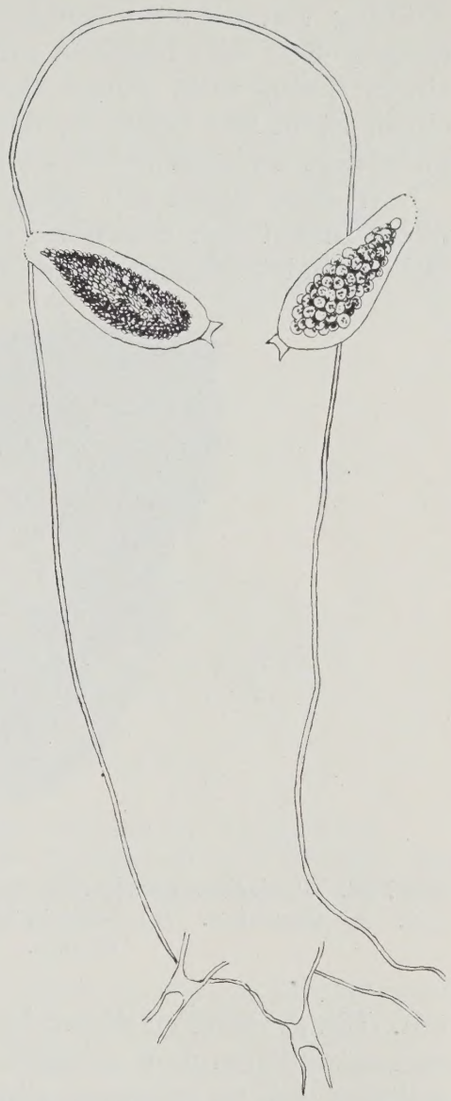


Abb. 17. *Codium decorticatum* (Siphonee). Synöcische Alge mit ♂ und ♀ Gametangium an derselben Blase. Vergr. ca. 60fach. Nach O. C. Schmidt 1928.

*Dasycladus* und *Acetabularia* (soweit sie überhaupt getrenntgeschlechtlich ist) trotz der Getrenntgeschlechtlichkeit um diplophänotypische Geschlechtsbestimmung handeln kann, wurde schon oben S. 9, 10 hervorgehoben.

Auch bei der in Neapel streng getrenntgeschlechtlichen Siphonee *Bryopsis muscosa* dürfte es sich nach den Erfahrungen von HÄMMERLING (unveröff.) trotz der Getrenntgeschlechtlichkeit um phänotypische Geschlechtsbestimmung handeln. (Ob *Bryopsis* diploid oder haploid ist, ist nicht erwiesen.) Denn bei Prüfung von mehreren hundert Individuen konnte HÄMMERLING mehrfach feststellen, daß alle Pflanzen an einem eng begrenzten Fundort, wie z. B. auf einem Stein, stets einem Geschlecht angehörten. So fanden sich z. B. auf einem Stein 208 Pflanzen, davon 207 ♂, 1 steril und 0 ♀, und von 68 Pflanzen auf einem anderen Stein waren 59 ♀, 9 steril und 0 ♂.

Weitere Algen mit phänotypischer Geschlechtsbestimmung in der Diplophase finden sich außerdem nur noch in der Braunalgenfamilie der Fucales. Bei diesen ist bekanntlich die Haplophase ganz ausgefallen; es sind reine Diplon-

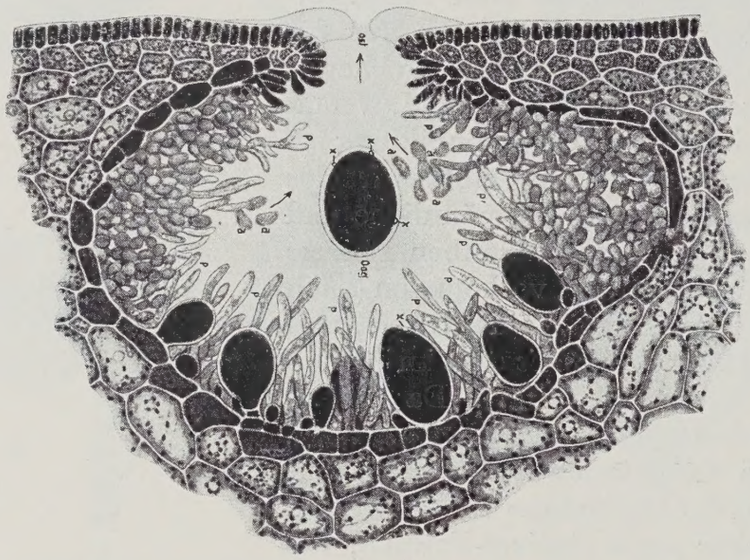


Abb. 18. *Cystosira barbata* (Braunalge, Fucale). Geschlechtsorgane einer diplosynöcischen Art. Konzeptakel. Im basalen Teil Oogonien mit einem Ei, im oberen Teil Antheridienstände. Nach DODEL aus KNIEP 1928.

ten. Ein großer Teil dieser Algen ist nun sicher zwittrig, was an der Ausbildung von männlichen und weiblichen Geschlechtsorganen auf derselben Pflanze ohne weiteres sich zu erkennen gibt. Im einzelnen ist die Verteilung der weiblichen und männlichen Geschlechtsorgane bei den verschiedenen zwittrigen Arten recht verschieden. Entweder gelangen beiderlei Organe nach Art echter Hermaphroditen in derselben Konzeptakel zur Ausbildung (Abb. 18), oder männliche und weibliche Konzeptakeln sind getrennt, aber in Rezeptakeln vereinigt, oder es findet sich schließlich eine vollkommene Trennung von männlichen und weiblichen Rezeptakeln (Monöcie). Auch gynomonöcische, andromonöcische und trimonöcische Zustände sind bei gewissen Fucaceen gefunden. Da eine experimentelle Bearbeitung bisher in keinem Falle vorliegt, so soll nicht weiter darauf eingegangen werden.

### β) Protozoen

Da unter den Pilzen keine Formen mit diplophänotypischer Geschlechtsbestimmung bekannt sind, gehen wir gleich zu den Protozoen über. Im Anschluß an die haplophänotypische Geschlechtsbestimmung bei isogamen Ciliaten (s. S. 17) beginnen wir hier gleich mit den heterogamen Ciliaten. Bei den iso-

gamen Ciliaten erfolgt die Geschlechtsdifferenzierung, die Herbeiführung einer männlichen und weiblichen Tendenz, wie wir oben sahen, in der Haplophase an den Gametenkernen, bei den heterogamen ist sie auf die diploide Phase, die Gamonten, zurückverlegt, womit zugleich die Ausbildung von sekundären Geschlechtsunterschieden verbunden ist. Bei den Vorticelliden und den verwandten Infusorien mit heterogamer Konjugation vereinigen sich immer nur je zwei stark verschieden große Individuen (Makro- und Mikrokonjuganten [Gamonten]). (Vgl. hierzu HARTMANN Bd. I A, Abb. 55 S. 59.) Die Herbeiführung der sexuellen Differenzierung erfolgt also schon vor der Vereinigung der Gamonten im diploiden Zustand. Diese sind hier bereits geschlechtlich differenziert, während sie bei den isogamen Ciliaten zwittrig waren. Auch hier kann die Geschlechtstrennung an eine einzige Kern- und Zellteilung geknüpft sein, aber in der diploiden Phase. Das ist der Fall bei *Opercularia coarctata* nach ENRIQUES (1907). Die letzte Teilung vor Ausbildung der Gamonten erfolgt inäqual und führt zur Entstehung eines kleinen Mikrokonjuganten und eines großen Makrokonjuganten (Abb. 19). Die weiteren Kernvor-

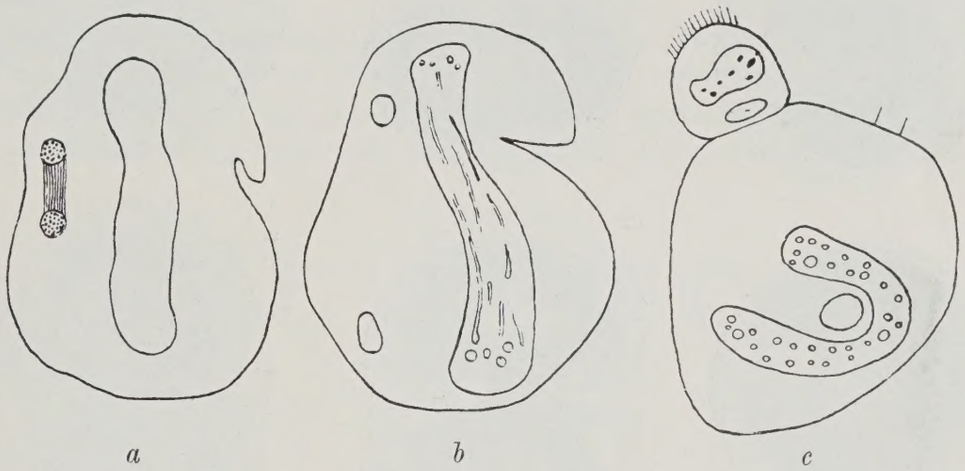



Abb. 19. *Opercularia coarctata* (Ciliat). Infusor mit heterogamer Konjugation. *a—c* Drei Stadien der inäqualen letzten Zellteilung, die phänotypisch zur Bildung eines großen diploiden Makrokonjuganten und eines kleinen Mikrokonjuganten *(c)* führen. Vergr. 750fach. Nach ENRIQUES 1907.

gänge bei der Konjugation vollziehen sich bekantnlich im Prinzip in derselben Weise wie bei isogamen Ciliaten, nur gibt es bei der dritten Mikronucleuskernteilung keine Differenzierung in einen ♂ Wanderkern und einen ♀ stationären Kern. Die beiden Tochterkerne des 3. Mikronucleusteilung der Mikrogamonten sind beide ♂, die beiden des Makrogamonten beide ♀; es kommt aber nur zu einer Befruchtung, indem ein Mikronucleus des Mikrogamonten mit einem des Makrogamonten verschmilzt[1]) (s. Artikel HARTMANN Bd. I A).

Ein weiterer klarer Fall einer phänotypischen Geschlechtsdifferenzierung der Diplophase findet sich bei dem Sonnentierchen *Actinophrys sol* nach BĚLAŘ

1) Man hat vielfach den oben berichteten Größenunterschied der Infusorien mit isogamer Konjugation (s. S. 17) als phylogenetische Vorstufe der Geschlechtsverschiedenheit zwischen Mikro- und Makrokonjuganten der Formen mit heterogamer Konjugation angesprochen. Das wäre zwar möglich, ist aber durchaus unbewiesen. Oben wurde bereits darauf hingewiesen, daß der Größenunterschied der Konjuganten von *Chilodon* usw. durchaus nichts mit sekundären Geschlechtsunterschieden zu tun zu haben braucht. Falls dies aber doch der Fall wäre, dann müßte man dem kleineren Konjuganten im Rahmen seiner Zwittrigkeit eine Neigung zu ♂ Tendenz, dem größeren entsprechend eine solche zu ♀ Tendenz zuerkennen. Doch liegt nicht der geringste Anhaltspunkt vor, der zu einer solchen Annahme berechtigen würde, da ja der Größenunterschied allein nicht genügt.

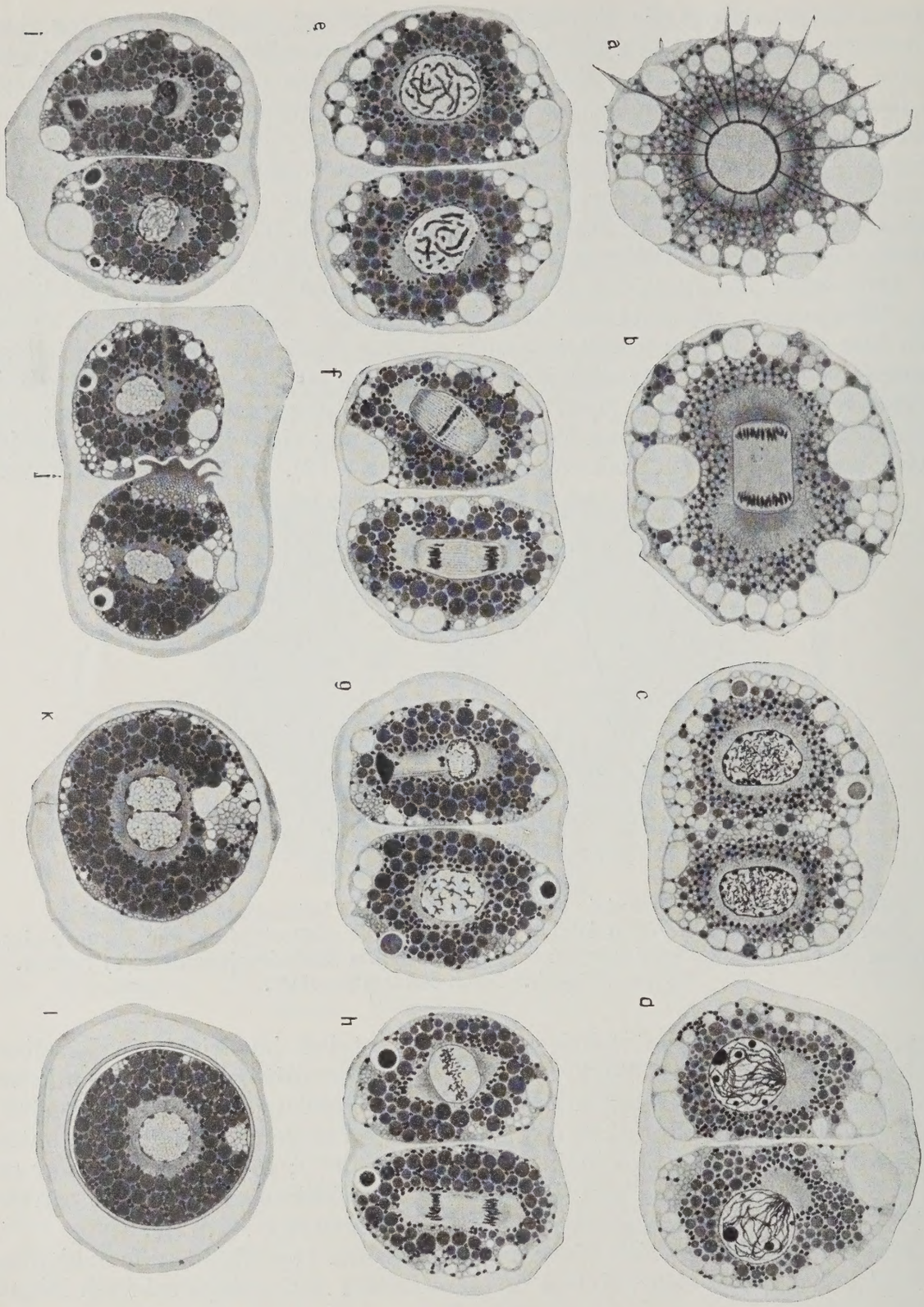


Abb. 20. *Actinophrys sol.* (Heliozoe). Überblick über den Verlauf der pädogamen Befruchtung. Diplophänotypische Geschlechtstrennung durch die letzte progame Zellteilung. *a—c* Gamonten. *d—j* Gametenpaare. *k*, *l* Zygoten. *a* Umwandlung des vegetativen Individiums in den Gamonten; die Axopodien werden eingezogen, ihre Achsenstäbe resorbiert. *b* Telophase der progamen Teilung; der Gamont beginnt eine Gallerthülle abzuscheiden. *c* Beginn der progamen Plasmotomie; Kerne in präsyndetischer Interphase. *d* Kurz nach dem Ende der progamen Plasmotomie (die ein Gametenpaar liefert). Bukettstadium der Kerne. *e* Späte Prophase (links Strepsitän, rechts Diakinese; der eine (♂) Gamet eilt in seiner Entwicklung dem andern meist etwas voraus). *f* Meta- und späte Anaphase der ersten Reifungsteilung. *g* Telophase der ersten Reifungsteilung (links) und Interkinese (rechts);

der erste Richtungskörper (-kern) liegt links unten, rechts oben. *h* Metaphase (links) und Anaphase (rechts) der zweiten Reifungsteilung (der erste Richtungskörper liegt in jedem Gameten unten). *i* Telophase der zweiten Reifungsteilung (links) und Vorkernbildung (rechts). *j* Der erste Richtungskörper liegt im linken Gameten links unten, im rechten rechts unten; der zweite Richtungskörper liegt im linken Gameten unten in der Mitte, im rechten links unten. *i* Der männliche Gamet (rechts) streckt ein Pseudopodium nach dem weiblichen (dessen Ektoplasma vor dem Pseudopodium zurückweicht) aus; an dieser Stelle verschmelzen die beiden Gameten miteinander. *k* Junge Zygote nach der Kernverschmelzung. 1 Reife Zygote, die eine feste Cystenhülle ausgeschieden hat. Die (geschrumpfte) Gallerthülle ist als schmaler Streifen dargestellt; die dunklen Einschlüsse des Cytoplasmas sind Reservefetttropfen. Vergr. ca. 760fach. Nach Bělař 1922.

(1922). Die geschlechtliche Fortpflanzung vollzieht sich in der Weise, daß sich ein diploides Zellindividuum innerhalb einer Cyste in zwei diploide Zellen teilt. Diese werden nach Durchführung der Reduktionsteilung zum männlichen resp. weiblichen Gameten (Abb. 20), die dann miteinander kopulieren. Hier ist es, wie bei den isogamen Infusorien eine somatische Kern- und Zellteilung, aber diesmal wieder in der Diplophase, in deren Gefolge die Geschlechtstrennung auftritt.

Phänotypische Geschlechtsbestimmung in der Diplophase ist auch bei *Amöba diploidea* Hartm. u. Nägl. verwirklicht. Isolierung einzelner Zygoten und deren Aussaat auf Agarplatten ergab Kopulation diploider Amöben; die Geschlechtstrennung muß also auch hier phänotypisch in der Diplophase

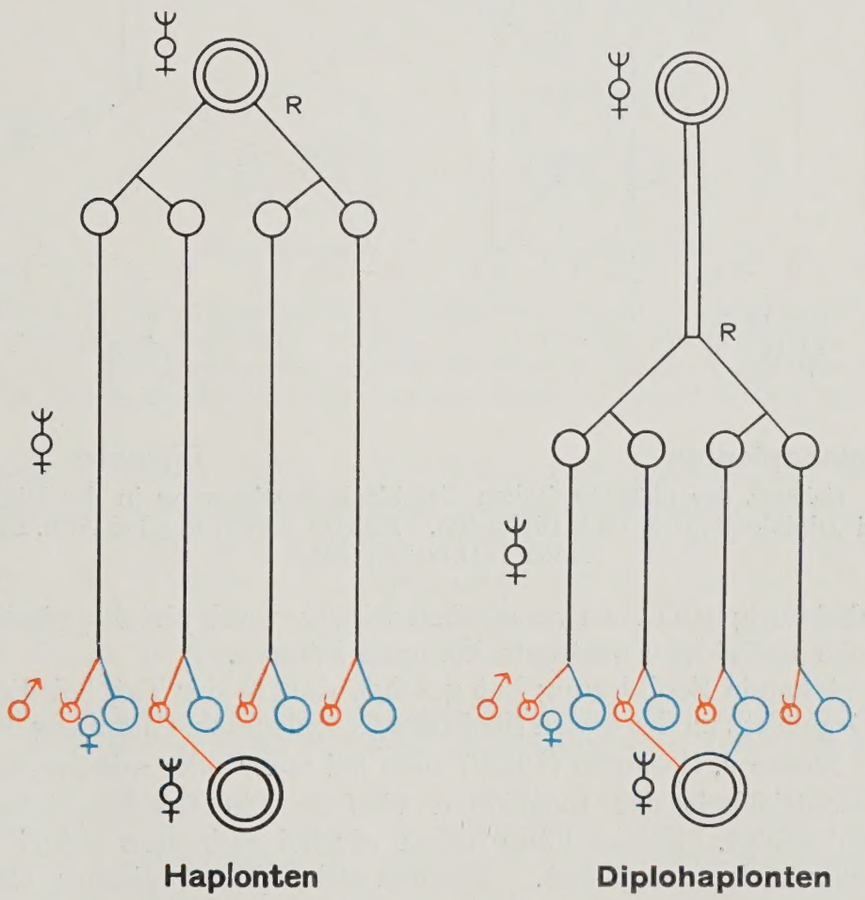



Abb. 21. Schema der phänotypischen Geschlechtsverteilung in der Haplophase bei Haplonten und Diplohaplonten. Doppelte Striche und Kreise bedeuten Diplophase, resp. Diplogeneration, einfache Striche und Kreise die Haplophase. Schwarz = gemischtgeschlechtliche Phasen, rot = männliche und blau = weibliche Phasen. *R* Ort der Reduktionsteilung. Nach Hartmann 1923.

erfolgen (HARTMANN 1923). Über Geschlechtsverteilung und -bestimmung bei anderen diploiden Protozoen ist nichts bekannt.

## Zusammenfassung über die phänotypische Geschlechtsbestimmung

Die in den Abb. 21 u. 22 wiedergegebenen Schemata zeigen nochmals in übersichtlicher Weise die möglichen Typen der haplo- und diplophänotypischen Geschlechtsbestimmung bei Haplonten, Diplohaplonten und Diplonten. Der Ort, an dem die Determinierung des Geschlechts phänotypisch innerhalb einer Haplo- oder Diplophase erfolgt, ist natürlich variabel; er kann in der Haplophase bis kurz nach der Reduktionsteilung, in der Diplophase bis kurz nach

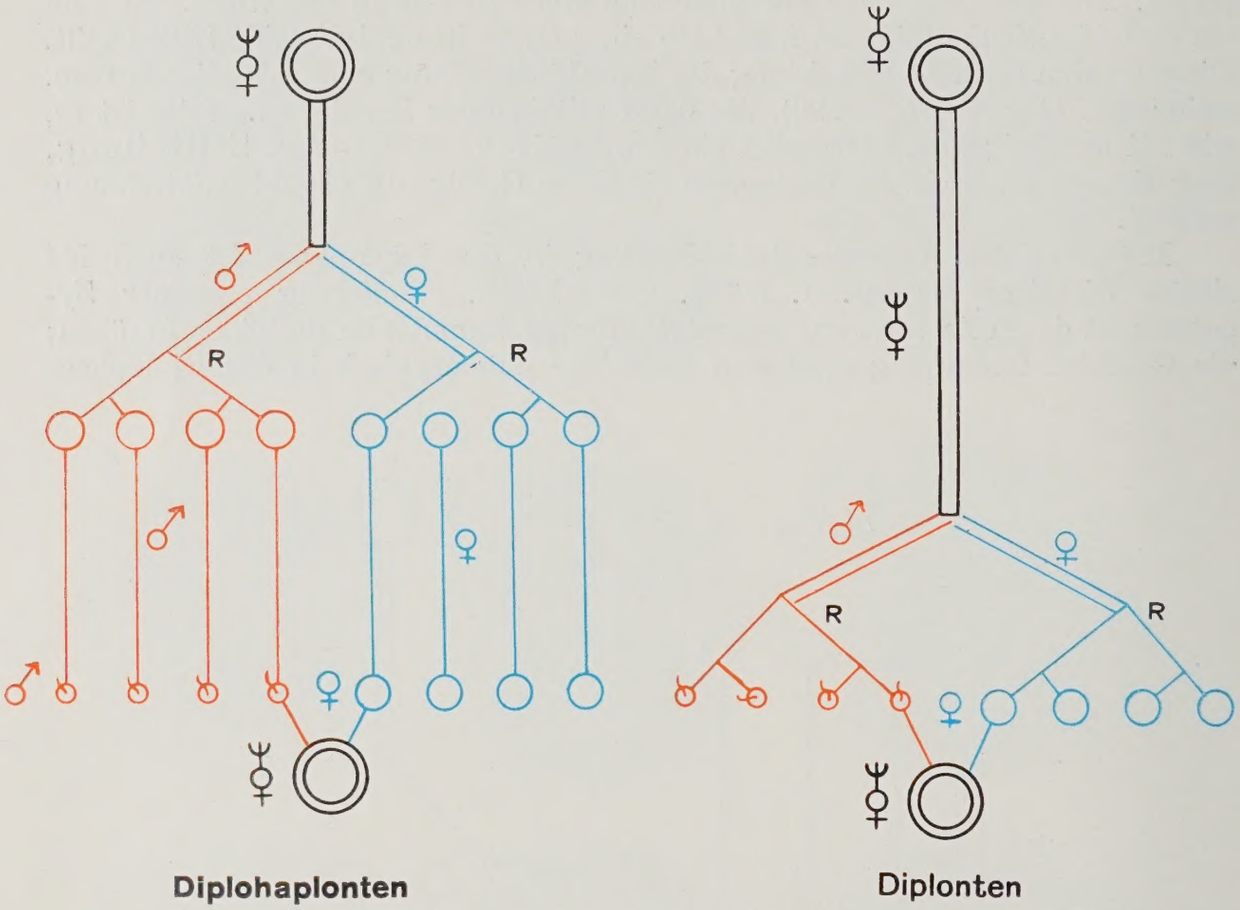



Abb. 22. Schema der phänotypischen Geschlechtsbestimmung in der Diplophase bei Diplohaplonten und Diplonten. Nähere Erklärung bei Abb. 21. Nach HARTMANN 1923

der Zygotenkeimung nach vorn verschoben sein, wodurch phänotypisch getrenntgeschlechtliche Individuen zustande kommen können.

Die vorstehende Schilderung hat gezeigt, daß in der Tat bei diesen Organismen im Gegensatz zu der ersten Stufe der Geschlechtsbestimmung der höheren Pflanzen (♂♀ Moose s. CORRENS (1928)) auch bei mehr oder minder strenger Getrenntgeschlechtlichkeit der Individuen vielfach die Geschlechtsbestimmung phänotypisch erfolgt. Solche Fälle haben wir bei *Spirogyra weberi* und *Ectocarpus siliculosus* kennengelernt. Formen mit phänotypischer Geschlechtsbestimmung in der Diplophase sind vermutlich die getrenntgeschlechtlichen *Codium*arten, sowie *Dasycladus*. Wenn wir von dieser Besonderheit, die in der Organisation und Entwicklung dieser niederen Organismen bedingt ist, absehen, dann stimmen die Verhältnisse der phänotypischen Geschlechtsbestimmung bei Protisten und Thallophyten mit der Stufe I und Stufe III von CORRENS (Bd. II C 1928)

bei den höheren Pflanzen völlig überein. Wie dort, so liegt auch hier kein Grund vor, den gemischtgeschlechtlichen Zustand auf eine Ausbalancierung in der Wirkung geschlechtsbestimmender männlicher und weiblicher Realisatoren zurückzuführen[1]).

Wir können daher von der Annahme besonderer Geschlechtsgene hier völlig Abstand nehmen und die eigentlichen Geschlechtspotenzen resp. den Genkomplex, der für die Bildung der weiblichen Geschlechtszellen in Tätigkeit tritt, mit Correns (1927) *G* nennen, den bei der Entstehung der männlichen beteiligten *A*. Ein besonderes Gen oder einen Genkomplex *Z*, der die Reihenfolge bestimmt, in der *A* und *G* in Tätigkeit treten, wie das Correns in seiner Formulierung der gemischtgeschlechtlichen Moose außerdem noch annimmt, brauchen wir hier ebenfalls nicht (wenigstens in den meisten Fällen), da auch der Zeitpunkt des Auftretens der Sexualität bei den meisten Protisten und Thallophyten phänotypisch bedingt ist[2]).

Bei phänotypischer Geschlechtsbestimmung gilt daher die Formel *A G* für die haploide Phase, *AA GG* für die diploide Phase, und die Geschlechtsbestim-

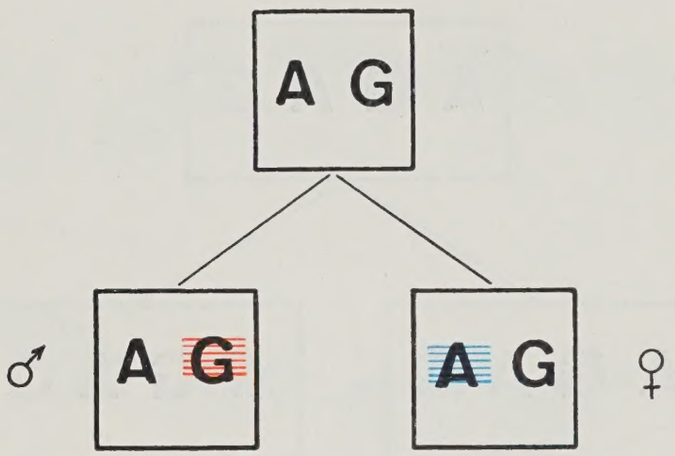



Abb. 23. Schema der phänotypischen Geschlechtsverteilung in der Haplophase. *A* bedeutet männliche Potenzen, *G* weibliche Potenzen. Die Hemmung der weiblichen Potenzen (*G*) im ♂ Geschlecht ist durch wagerechte rote Striche durch *G*, die der ♂ Potenzen (*A*) im ♀ Geschlecht durch wagerechte blaue Striche durch *A* zum Ausdruck gebracht.

mung kommt in beiden Fällen in der Weise zustande, daß die Potenzen des einen Geschlechts nicht zur Entfaltung kommen, wie das in den beigegebenen Schemata (Abb. 23, 24) zum Ausdruck gebracht ist. In den Schemata ist angenommen, daß die Potenzen des entgegengesetzten Geschlechts dabei völlig gehemmt werden. Das braucht natürlich nicht zu sein und wird besonders in den Fällen, bei denen die sexuelle Determinierung sehr labil ist (wie z. B. bei den

1) Für die gemischtgeschlechtlichen Moose liegen durch die Versuche von Fr. v. Wettstein (1924) direkt Beweise gegen eine derartige Annahme vor. Näheres darüber siehe bei Correns Bd. II C, S. 9.

2) Es ergibt sich das daraus, daß nach den Untersuchungen von Klebs (1896, 1913) und seinen Schülern an Algen und Pilzen, denen von Bělař (1921), Hartmann (1914, 1921), Schreiber (1925) u. a. an tierischen und pflanzlichen Protisten in vielen Fällen ausschließlich quantitative Verschiebungen in dem Verhältnis der einzelnen lebensnotwendigen Außenbedingungen es bewirken, daß Gametenbildung eintritt, ja daß nach Klebs und Hartmann bei manchen zwittrigen Algen sogar das Zahlenverhältnis der ♂ und ♀ Geschlechtsorgane in derselben Weise von den Außenbedingungen abhängig ist. Damit soll natürlich nicht geleugnet werden, daß bei anderen (kompliziertere) Formen besondere Gene vorhanden sein können, auf deren Wirkung das Auftreten der Geschlechtsorgane in bestimmten Entwicklungszuständen beruht.

zwittrigen Mucorineen und Saprolegniaceen), wahrscheinlich nicht der Fall sein. Hier genügen ja geringe Änderungen, um das Geschlecht umschlagen zu lassen. In anderen Fällen und besonders dort, wo strenge Getrenntgeschlechtlichkeit vorliegt *(Ectocarpus)* und die sexuelle Determinierung im jungen Stadium erfolgt und festgehalten wird, wird vermutlich die Hemmung und Unterdrückung des entgegengesetzten Geschlechtes sehr stark sein. Daß aber auch hier die Hemmung nicht völlig stattfindet und in sehr verschiedenem Grade erfolgt, lehren die später zu besprechenden Erscheinungen der relativen Sexualität.

## B. Genotypische Geschlechtsbestimmung

Eine genotypische Geschlechtsbestimmung liegt dann vor, wenn bestimmte Gene, männliche und weibliche Geschlechtsbestimmer oder Geschlechtsrealisatoren, vorhanden sind, die bewirken, daß nur die Eigenschaften des einen Geschlechtes zur Entfaltung kommen. Die Wirksamkeit dieser Geschlechtsbestimmungsgene kann entweder in einer Haplophase oder in einer Diplophase in Erscheinung treten und wir müssen daher, wie eingangs schon erwähnt, zwei

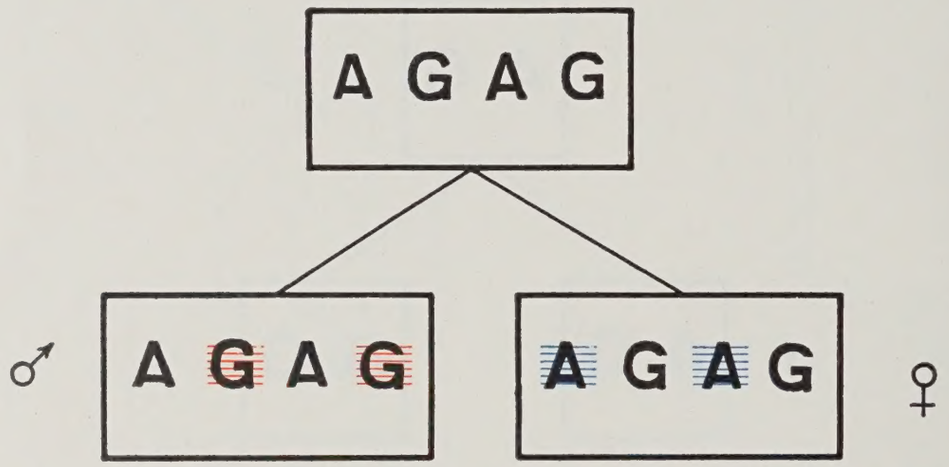



Abb. 24. Schema der phänotypischen Geschlechtsverteilung in der Diplophase. Nähere Erklärungen bei Abb. 23.

scharf getrennte Typen der erblich festgelegten, genotypischen Geschlechtsbestimmung unterscheiden, die haplo- oder azygot-genotypische und die diplo- oder zygot-genotypische Geschlechtsbestimmung.

### 3. Haplogenotypische Geschlechtsbestimmung

Das Wesen der haplogenotypischen Geschlechtsbestimmung besteht darin, daß die Reduktion ein einfach mendelndes Genpaar (Ausnahme = gewisse Hymenomyceten) und damit den zwittrigen diploiden Zustand eines Organismus „zerlegt", und so zur Hälfte haploide Gonen mit männlicher, zur andern Hälfte solche mit weiblicher Tendenz gebildet werden. Der hierdurch festgelegte männliche oder weibliche Zustand besteht aber nicht darin, daß nun einem solchen genetischen Weibchen nur die weiblichen Faktoren, einem Männchen nur die männlichen zukämen, daß also durch die Reduktion die eigentlichen Anlagen (Potenzen) für Männlichkeit und Weiblichkeit verteilt werden. Denn es läßt sich zeigen, daß auch hier wie bei den haplophänotypisch getrenntgeschlechtlichen Organismen die Potenzen für beiderlei Geschlechter in jedem Geschlecht vorhanden sind[1]). Die Gene, die bei der haplogenotypischen Geschlechtsbestimmung

1) Die genauere Begründung dieser Behauptung erfolgt später in Abschnitt III (S. 82).

verteilt werden, können daher mit CORRENS (1907, 1913) nur Geschlechtsdifferenziatoren oder Realisatoren (F. v. WETTSTEIN 1924) sein, welche bewirken, daß nur die Potenzen des einen Geschlechtes zur Entwicklung gelangen. Bei Haplonten mit zygotischer Reduktion sind alle vegetativen Individuen genetisch entweder männlich oder weiblich determiniert und nur die Zygote ist zwittrig. Bei Diplohaplonten mit antithetischem Generationswechsel (mit intermediärer Reduktion) ist die diploide Generation zwittrig und aus den vier Gonosporen nach der Reduktion entwickeln sich je zwei männliche und zwei weibliche haploide Geschlechtspflanzen. (Tiere dieser Art gibt es nicht.) Schließlich ist noch ein dritter Fall denkbar und auch verwirklicht, daß bei reinen Diplonten mit gametischer Reduktion durch die Reduktion je zwei männliche und zwei weibliche Gameten gebildet werden, die paarweise untereinander oder mit andern kopulieren.

### a) Haplonten

Wir beginnen mit den Haplonten, von denen bei Algen und Pilzen neuerdings mehrere Fälle haplogenotypischer Geschlechtstrennung sicher nachgewiesen

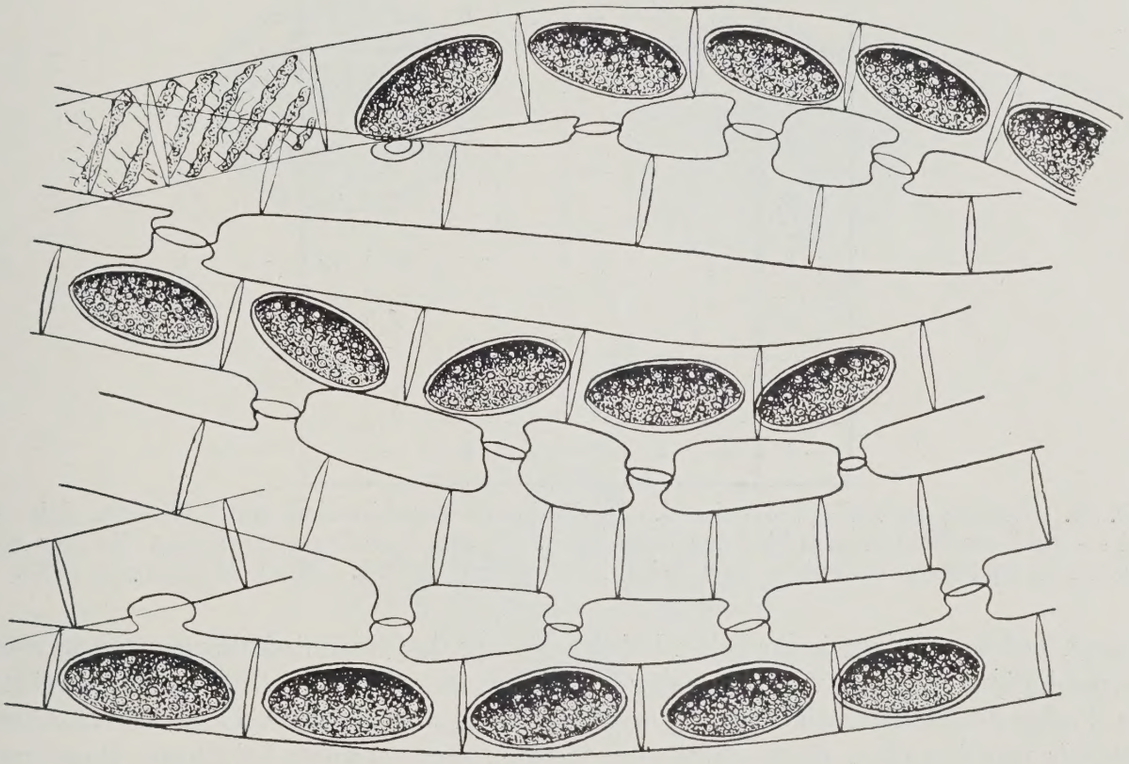


Abb. 25. *Spirogyra nitida* (konjugate Alge) 6 miteinander kopulierende Fäden, die alle entweder rein ♂ oder rein ♀ sind.
Nach W. WEST aus KNIEP 1928.

sind. Der erste Nachweis eines derartigen Falles ist wohl BLAKESLEE (1904) zu verdanken, der ihn bei seinen berühmten Versuchen über die Sexualität der isogamen Mucorineen aufgefunden hat. Wenn auch eine sichere cytologische Klarstellung dieses Falles bis heute noch nicht erfolgt ist, so ist eine andere Deutung desselben doch nicht möglich. Da aber die Vielkernigkeit der Mucorineen-Zygoten außerdem den Fall nicht so durchsichtig erscheinen läßt, und zudem wenigstens äußerlich eine ausgesprochene Diplophase auftritt, er mithin den Diplohaplonten zugezählt werden kann, so beginnen wir lieber mit den klareren Verhältnissen der Algen und Protozoen.

### *α*) Algen

Schon oben wurde hervorgehoben, daß trotz des experimentellen Befundes von Czurda an *Spirogyra weberi* bei anderen streng getrenntgeschlechtlichen *Spirogyra*- und *Zygnema*-Arten mit einseitiger Leiterkopulation sehr wohl die Geschlechtsbestimmung haplogenotypisch erfolgen kann und wahrscheinlich auch erfolgt. Dafür spricht die strenge Geschlechtstrennung, die bei Kopulation mehrerer Fäden untereinander zutage tritt (Abb. 25). Ein wirklicher Beweis dafür ist das allerdings nicht; dieser kann nur durch Zuchtversuche, die von isolierten Zygoten oder parthenogenetischen Gameten (Azygoten) ausgehen, erbracht werden[1]).

Für verschiedene Volvocineen hat kürzlich Schreiber (1925) eine haplogenotypische Geschlechtsbestimmung durch solche Versuche nachgewiesen. Er stellte fest, daß die isogamen Formen *Gonium pectorale* und *Pandorina morum* streng getrenntgeschlechtlich sind. Kultiviert man verschiedene Klone von *Gonium pectorale*, so zeigt sich, daß innerhalb eines Klones nie Kopulationen auftreten. Dasselbe gilt auch für die getrenntgeschlechtliche oogame *Eudorina*

| | + 1 | + 3 | + 4 | + 5 | + 6 | — 2 | — 7 |
|---|---|---|---|---|---|---|---|
| + 1 | | | | | | Z | Z |
| + 3 | | | | | | Z | Z |
| + 4 | | | | | | Z | Z |
| + 5 | | | | | | Z | Z |
| + 6 | | | | | | Z | Z |
| — 2 | Z | Z | Z | Z | Z | | |
| — 7 | Z | Z | Z | Z | Z | | |

Abb. 26. *Gonium pectorale* (Volvocinee). Ergebnis der Kombination von 7 Klonen. Mit + und — sind die beiden Geschlechter bezeichnet. *Z* bedeutet Zygotenbildung, die leer gelassenen Quadrate bedeuten, daß keine Kopulation eintrat. Nach Schreiber 1925.

*elegans*, bei der zudem jeder Klon bei Auslösung der Gametenbildung schon rein morphologisch sich als weiblich oder männlich zu erkennen gibt, indem er stets nur ♂ oder ♀ Kolonien aufweist. Kombiniert man nun mehrere Klone von *Gonium pectorale* miteinander, dann stellt sich heraus, daß es auch bei dieser isogamen Form zwei Sorten von Klonen gibt (+- und —-Stämme), die bei Kombination Kopulation und Zygoten liefern, was bei Kombinierungen von —- mit —- und +- und +-Klonen nicht der Fall ist (Abb. 26). Das sprach schon für eine genotypische Geschlechtsbestimmung, zumal die Volvocineen sicher reine Haplonten sind (Dangeard 1898, Pascher 1916, Hartmann 1921). Schreiber führte aber auch noch weitere Prüfungen durch Zygotenkulturen und vor allem durch eine Tetradenanalyse aus, die den sicheren Beweis erbrachte, daß genotypische Geschlechtsbestimmung vorliegt. Kulturen, die von einer Zygote von *Gonium* ausgehen, ergaben Kopulationen, während in Kulturen von einer einzigen Zygote von *Eudorina* alle Kolonien stets nur einem Geschlecht angehörten. Dieses gegenteilige Resultat erklärt sich folgendermaßen: Bei *Gonium* erfolgt die Zygoten-

1) In einer Besprechung des Kniepschen Buches teilt Mainx (1929) soeben mit, daß dieser Beweis inzwischen von Czurda für *Zygnema*-Arten erbracht sei.

keimung in der Weise, daß vier vereinigte Zoosporen (Gonosporen) gebildet werden. Trotz der haploiden Natur der 4 einzelnen Zellen ist der ganze Keimling ein Miktohaplont[1]) (Abb. 27). Kulturen von Nachkommen jeder der 4 einzelnen Zellen (Gonosporen) ergaben keine Kopulationen, alle Kolonien gehören nur einem Geschlecht an. Von Kulturen, die von den einzelnen isolierten vier Gonosporen ausgingen, erwiesen sich aber bei Kombination miteinander

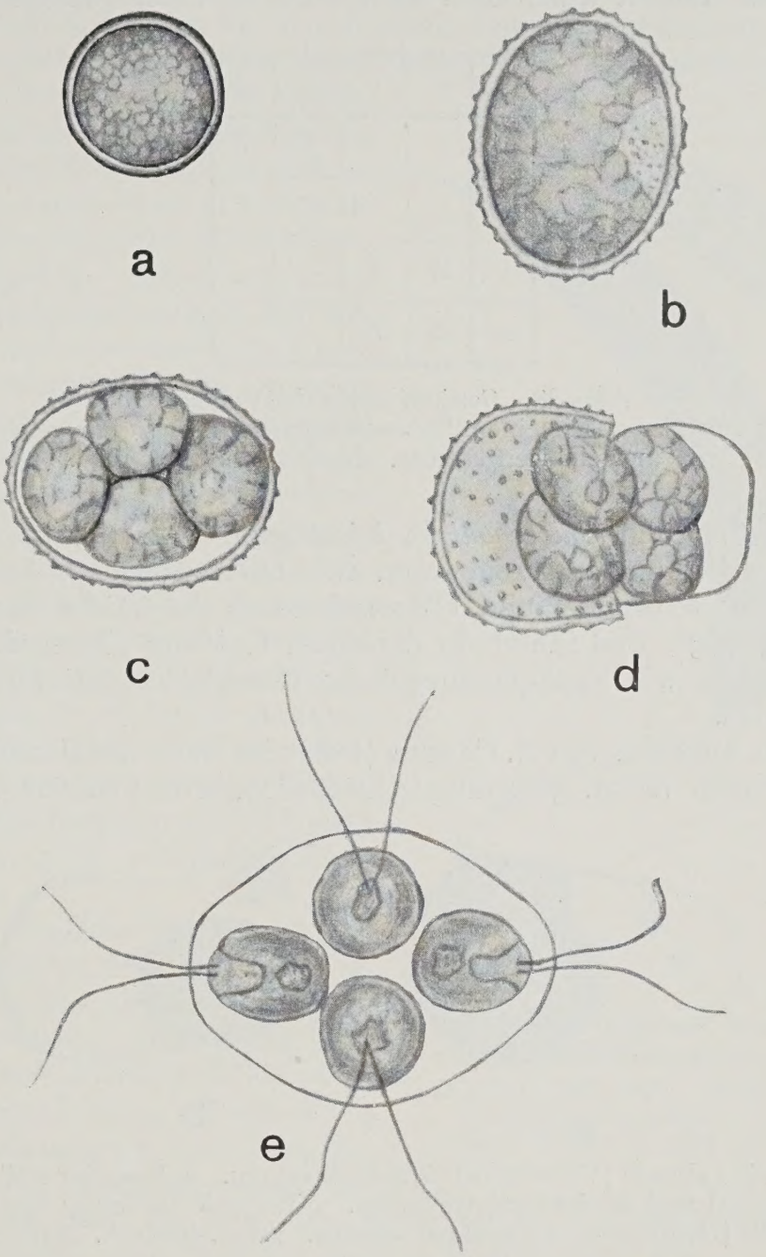



Abb. 27. *Gonium pectorale* (Volvocinee) Zygotenkeimung. *a* Zygote. *b* Zygote vor der Teilung. *c*, *d* nach der Teilung in die vier Gonen, *e* vierzellige Keimkolonie (Miktohaplont). Vergr. 400 fach. Nach SCHREIBER 1925.

immer zwei als +-, zwei als —-Stämme (Abb. 28). Damit ist eindeutig gezeigt, daß durch die Reduktionsteilung (und zwar die erste Teilung) die Aufspaltung in zwei +- und zwei —-Stämme erfolgt. Die Keimung der *Eudorina*-Zygote geschieht dagegen in der Weise, daß nur eine normale Zoospore zur Entwicklung kommt, während die drei übrigen Gonosporen in der Regel zugrunde gehen.

1) Über Miktohaplonten vgl. die Anm. S. 9.

Nur ausnahmsweise kommt noch eine 2. Zoospore oder gar 3 resp. alle 4 zur normalen Ausbildung (Abb. 29). Hier können daher in der Regel nur entweder männliche oder weibliche Kolonien aus einer Zygote hervorgehen. Ganz wie *Gonium* verhält sich auch die isogame Volvocinee *Chlorogonium euchlorum* (Br. Schulze 1927).

Nach unveröffentlichten Untersuchungen aus dem Kniepschen Institut von Strehlow kommt auch noch zwei anderen *Chlorogonium*-Arten, *Chloro-*

| | a | b | c | d |
|---|---|---|---|---|
| a | | | Z | Z |
| b | | | Z | Z |
| c | Z | Z | | |
| d | Z | Z | | |

Abb. 28. *Gonium pectorale* (Volvocinee).
Kreuzung von vier aus je einem Tetradensegment hervorgegangenen Kulturen einer einzigen Zygote. Nach Schreiber 1925.

*gonium elongatum* und *Chlorogonium leiostracum* Strehl., haplogenotypische Geschlechtsbestimmung zu, desgleichen zwei *Chlamydomonas*-Arten, *Chlamydomonas paradoxa* Korschik und *Chlamydomonas botryoides* Strehl. Damit ist zugleich gezeigt, daß innerhalb derselben Gattung *Chlamydomonas* sowohl haplogenotypische wie haplophänotypische Geschlechtsbestimmung (vgl. oben S. 8) vorkommt.

Nach den Angaben von N. Carter (1926) ist auch die Ulvacee *Monostroma latissimum* (Kütz) Wttr. getrenntgeschlechtlich, wobei es sich vermutlich um

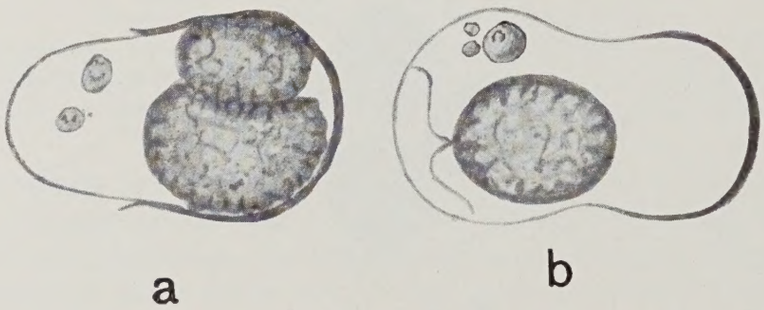



Abb. 29. *Eudorina elegans* (Volvocinee) Zygotenkeimung. *a* Ausnahmefall mit zwei Keimzellen (Gonosporen) und zwei abortiven Zellen. *b* normale Keimung mit einer funktionsfähigen Keimzelle (Gonospore) und drei reduzierten. Vergr. 400fach. Nach Schreiber 1925.

genotypische Geschlechtsbestimmung handelt. Das gleiche dürfte auch für gewisse *Enteromorpha*-Arten, die ja zur gleichen Familie gehören, gelten, da Hartmann und Hämmerling (unveröff.) bei einer größeren Anzahl dieser Pflanzen feststellten, daß dieselben nur entweder +- oder —-Gameten hervorbrachten. Auch für *Ulva lactuca* L. hat Hämmerling (uned.) Getrenntgeschlechtkeit nachgewiesen. Da aber in allen diesen Fällen eine Aufzucht von Kulturen aus Zygoten und eine Tetradenanalyse noch nicht durchgeführt ist, so steht der endgültige Beweis, daß die hier festgestellte Getrenntgeschlechtlichkeit genotypisch bedingt ist, noch aus. Das gilt auch für die Siphonocladiacee *Cladophora pellucida* (Huds.) Kütz., für die Föyn in ausgedehnten Versuchen eine strenge Ge-

trenntgeschlechtigkeit nachgewiesen (unveröff.), sowie für verschiedene isogame *Chaetomorpha*-Arten, für die HARTMANN das gleiche gefunden hat (uned.).

Nach den älteren Untersuchungen von KLEBS (1881) scheint auch die anisogame Protococcale *Phyllobium dimorphum* genotypisch haploheteröcisch zu sein. Bei dieser parasitischen Grünalge ist nur geschlechtliche Fortpflanzung bekannt. Aus der Zygote entsteht eine vielkernige Pflanze, die am Schlusse des Wachstums in Gameten zerfällt, und zwar liefert eine Pflanze entweder nur männliche oder nur weibliche Gameten, die hier deutlich durch Größe und ihr Verhalten bei der Kopulation sich unterscheiden. Falls daher dieser Organismus haploid ist, was zumal nach den Angaben über die Reduktion bei dem verwandten *Chlorochytrium* wahrscheinlich ist (KURSANOW nach KORSCHIKOW 1926), dann kann es sich wohl nur um haplogenotypische Geschlechtsbestimmung handeln. Allerdings müßte man dann die Annahme machen, daß entweder wie bei *Eudorina* drei der Gonenkerne in der keimenden Zygote zugrunde gehen oder aber, daß bei der weiteren Entwicklung stets nur die Abkömmlinge der männlichen oder weiblichen Kerne übrig bleiben, die anderen zugrunde gehen. Doch wäre auch mit der Möglichkeit zu rechnen, daß wie bei *Ectocarpus siliculosus* keine genotypische, sondern eine phänotypische Getrenntgeschlechtlichkeit vorliegt, die dadurch zustande kommt, daß die Algen in früheren Entwicklungsstadien infolge geringer Unterschiede der Außenbedingungen sich nach der männlichen oder weiblichen Richtung entfalten.

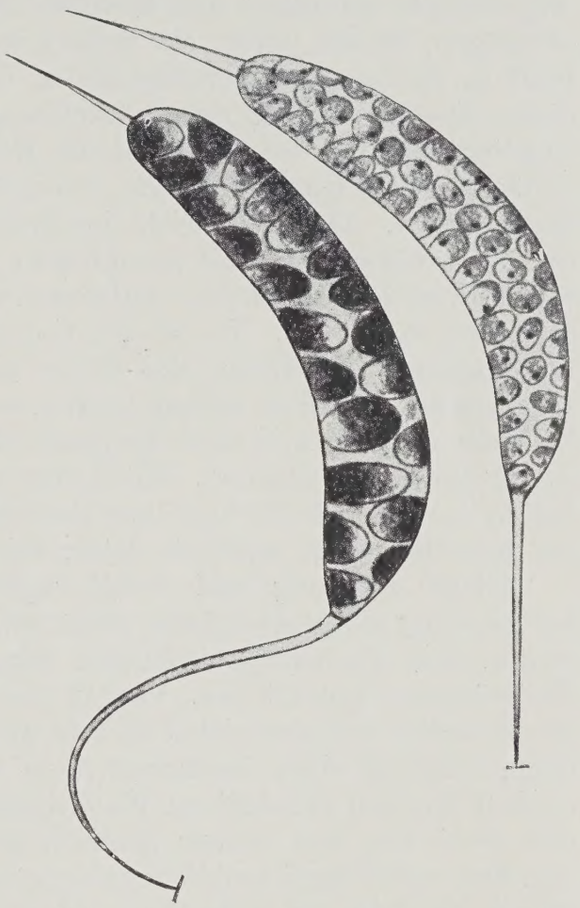


Abb. 30. *Characium limneticum* (Protococcale). Getrenntgeschlechtliche (haplogenotypische) Alge. Links Makro-, rechts Mikrogametangium. Vergr. 540fach. Nach SCHILLER 1924 aus KNIEP 1928.

Eine ganz ähnliche Anisogamie wie bei *Phyllobium* findet sich nach SCHILLER (1924) bei *Characium limneticum* LEMM. Die herangewachsene Alge bildet sich entweder zu einem weiblichen Gametangium mit wenigen Gameten oder zu einem männlichen Gametangium mit vielen Gameten (Abb. 30). Auch hier liegt die Vermutung nahe, daß es sich um genotypische Getrenntgeschlechtlichkeit handelt, doch steht auch hier der genaue Beweis noch aus.

Dagegen ist für den meist getrenntgeschlechtlichen isogamen *Dasycladus clavaeformis* (Siphonocladiacee), der ebenfalls nur geschlechtliche Fortpflanzung besitzt, und deshalb als genotypisch haplodiöcisch angesprochen wurde, nach den oben berichteten Erfahrungen von JOLLOS (1926), wonach besonders gegen Ende der Fortpflanzungsperiode auch zwittrige Individuen in gewissem Prozentsatz angetroffen werden, es nicht sehr wahrscheinlich, zumindestens zweifelhaft, daß genotypische Geschlechtsbestimmung vorliegt. Für die verwandte *Acetabularia mediterranea* gilt das gleiche. Hier können nur cytologische Untersuchungen und experimentelle Kulturversuche endgültige Aufklärung geben.

### β) Pilze

Hier sind vor allem die Oomyceten zu berücksichtigen, die allgemein und wohl mit Recht als Haplonten angesprochen werden. Die meisten von diesen Pilzen sind zwar sicher gemischtgeschlechtlich, doch sind neuerdings einige Formen experimentell als vermutlich genotypisch getrenntgeschlechtlich aufgezeigt worden. Dies ist kürzlich von Couch (1926) für die Saprolegniacee *Dictyuchus monosporus* Leitg. nachgewiesen worden. Durch ausgedehnte Kulturen von *Dictyuchus*-Material aus verschiedenen Gegenden ergab sich, daß Oogonien und Antheridien nur auf getrennten Mycelien zur Ausbildung gelangen. Abgetrennte männliche und weibliche Mycelfäden, die auch Sporangien zu bilden vermögen, bilden, wenn sie isoliert wurden, niemals Geschlechtsorgane, während in bestimmten Kombinationen beim Zusammenwachsen zweier verschiedener Mycelien eine üppige Entwicklung von Geschlechtsorganen eintrat. Bei der Zygotenkeimung, bei der wohl die Reduktionsteilung stattfindet, bleiben nun zunächst alle 4 Gonen erhalten, wenigstens liegen keine Befunde vor, daß Kerne degenerieren. Dem entspricht insofern das Resultat der Kombination von isolierten Keimmycelien mit männlichen und weiblichen Teststämmen, als erstere teilweise beide Geschlechter aufwiesen und mit männlichen und weiblichen Teststämmen reagierten. Da ja alle Gonenkerne erhalten blieben und daher trotz der Haploidie der Kerne das Mycel miktohaplontisch ist, war dieses Resultat zu erwarten. Andere Keimmycelien reagierten dagegen von vornherein männlich oder weiblich und auch die gemischten Stämme verhielten sich in der Stärke der Reaktion verschieden. Mit Kniep (1928) kann man dieses verschiedene Verhalten leicht durch die Annahme einer verschiedenen Verteilung und Vermehrung der männlich oder weiblich determinierten Kerne erklären.

Dieser Deutung und damit zugleich der Berechtigung der Geschlechtsbestimmung als genotypische steht jedoch noch das Verhalten der aus den Zoosporen hervorgehenden isolierten Einspormycelien entgegen, die Couch mit Teststämmen geprüft hat. Von 15 aus einem Zoosporangium stammenden Einspormycelien erwiesen sich 5 als rein weibliche Stämme, 9 als gemischtgeschlechtliche, während eines überhaupt nicht reagierte (sog. „neutrales" Mycel). Eine nach 6 Wochen vegetativen Wachstums vorgenommene erneute Prüfung ergab, daß zwei von den vorher gemischtgeschlechtlichen nun rein männlich, zwei von den vorher fünf weiblichen dagegen gemischtgeschlechtlich und das neutrale Mycel ebenfalls als gemischtgeschlechtlich sich erwiesen, während die übrigen ihren Charakter bewahrt hatten. Dieses überraschende Resultat ist nach Kniep wahrscheinlich darauf zurückzuführen, daß die Zoosporen wenigstens zum Teil mehrkernig waren, was die beträchtlichen Schwankungen in Zahl und Größe der Zoosporen der Keimmycelien nahelegen. Bewiesen kann diese zunächst rein hypothetische Annahme natürlich nur durch cytologische Untersuchungen werden.

Eine weitere Angabe von genotypischer Getrenntgeschlechtigkeit liegt vor für *Phytophtora Faberi* (Pythiacee), doch sind die Verhältnisse infolge der anscheinenden Verteilung der Geschlechter auf verschiedene Wirtspflanzen und verschiedene geographische Gegenden hier sehr kompliziert und können in keiner Weise als geklärt gelten (Ashby 1922, Gadd 1924, 1927). Trotz der interessanten Eigentümlichkeiten, die hierbei beschrieben worden sind, sei daher vorläufig auf eine eingehende Darstellung derselben verzichtet.

Im Anschluß an die Oomyceten sei noch ein Pilz, dessen systematische Stellung noch unsicher ist, der aber gewisse Beziehungen zu den Entomophtoraceen zeigt, hier besprochen, nämlich der Erreger der sog. Kalkbrut der Bienenwaben, *Pericystis apis* Maassen, für den Claussen (1921) in gründlichen

experimentellen Untersuchungen Getrenntgeschlechtlichkeit nachgewiesen hat. Bei diesem Pilz werden Antheridien und Oogonien nur von Mycelien gebildet, die von verschiedenen Sporen abstammen. Das offenbar haploide Mycel läßt dabei auch sekundäre Geschlechtsunterschiede erkennen. So zeigt der Verzweigungsmodus beider Mycelien deutliche Unterschiede, wie aus Abb. 31 ersichtlich. Das ♂ Geschlecht entwickelt außerdem ein höheres Luftmycel auf Agarplatten und hat einen mehr gelblichen Farbton, während das ♀ Mycel

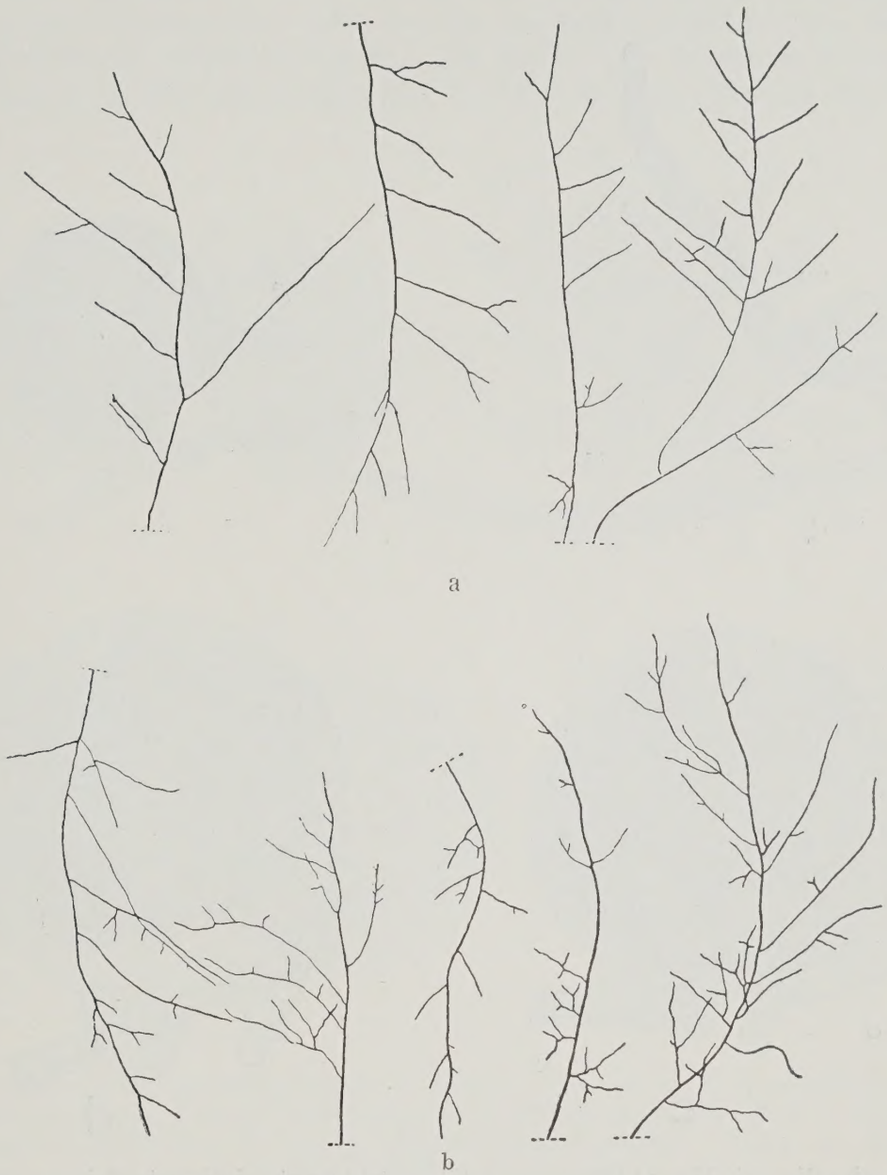


Abb. 31. *Pericystis apis* Maass. (Phycomycet).
Sekundäre Geschlechtsunterschiede der ♂ und ♀ Mycelien. *a* ♀. *b* ♂ Mycelien.
Schwach vergr. Nach Clausen 1921.

weiß ist. Nach Übertritt des Inhaltes des Antheridiums in das Oogon (es handelt sich um Gametangienkopulation), wächst das Oogon heran zu einem Fruchtkörper, dessen Inhalt in einzelne Ballen zerfällt, von denen jeder eine größere Anzahl Sporen erzeugt (Abb. 32). Durch eingehende Versuche hat Claussen nachgewiesen, daß sowohl die ganzen Fruchtkörper wie die einzelnen Ballen noch nicht geschlechtlich differenziert sind, sondern Sporen beiderlei Geschlechts enthalten. Da ferner gezeigt wurde, daß das Geschlechtszahlenverhältnis der Sporen 50 : 50 beträgt, so ist die Annahme sehr wahrscheinlich, daß sämtliche Ballen 50 % männliche und 50 % weibliche Sporen enthalten.

Nach diesen Untersuchungen scheint es sich also bei diesem Pilz ganz wie bei den Mucorineen (s. unten S. 41) um eine haplo-genotypische Geschlechtstrennung zu handeln. Allerdings sind die cytologischen Verhältnisse noch nicht geklärt und die Ergebnisse stehen in gewisser Hinsicht im Gegensatz zu der heute wohl allgemein angenommenen Ansicht, daß diese Pilze reine Haplonten seien und die erste Teilung der Zygotenkerne die Reduktionsteilung darstelle. Diese Auffassung wäre nur dann mit den Resultaten Claussens vereinbar, wenn

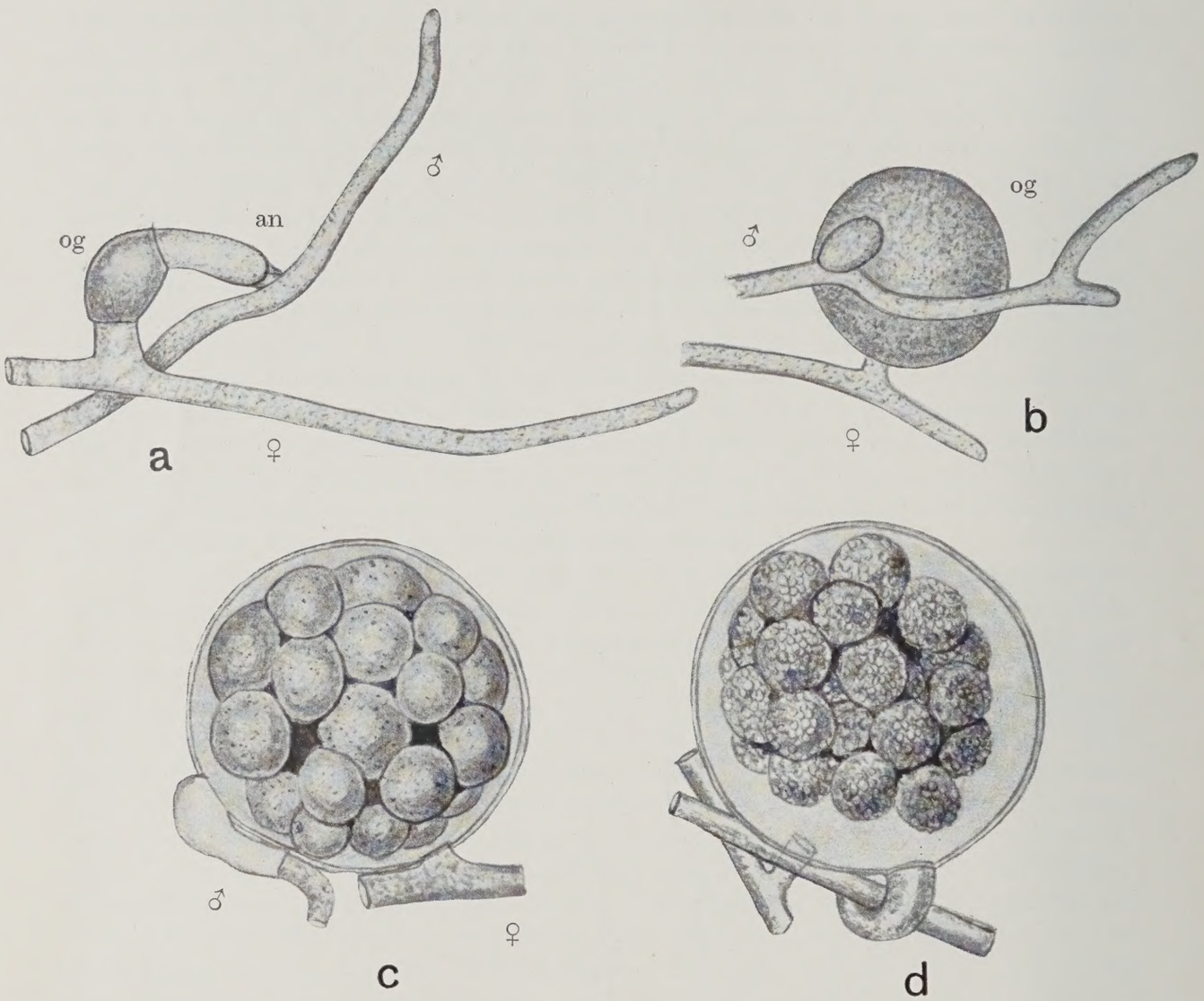



Abb. 32. *Pericystis apis* Maass (Phycomycet). Haplogenotypisch-heteröcische Gametangenkopulation und Keimsporangien. *a* und *b* Ausbildung des Oogons (og) und Antheridiums (an) von ♂ und ♀ Mycel, *c* die Zygote in eine Anzahl Ballen zerfallen, *d* Bildung der +- und —-Sporen innerhalb der Ballen. Vergr. 600 fach.
Nach Claussen 1921.

die Zahl der Ballen die gleiche oder höchstens die doppelte wäre wie die der Zygotenkerne, was aber nicht sehr wahrscheinlich erscheint. Sonst muß wohl vor der Reduktion, falls durch sie, wie sicher anzunehmen ist, die Geschlechtstrennung erfolgt, eine Vermehrung der diploiden Kerne oder Kernpaare stattgefunden haben und die Reduktion erst in den Ballen zustande kommen, also eine, wenn auch kleine, diploide Generation vorhanden sein. Der Pilz wäre in diesem Fall ein Diplohaplont.

### γ) Protozoen

Vermutlich kommt auch unter den Protozoen, und zwar bei den Coccidien und Gregarinen (wenigstens einem Teile derselben) haplogenotypische Geschlechtsbestimmung vor. Bei Coccidien findet in der Zygote (Oocyste) die Reduktion statt (Dobell 1915, 1925, Reichenow 1921). Schaudinn (1902) hat nun für das Coccid *Cyclospora caryolytica* angegeben, daß die aus der Oocyste austretenden Sporozoiten zwei Sorten von ungeschlechtlichen Schizonten aus sich hervorgehen lassen, die auch bei der ungeschlechtlichen Vermehrung deutliche Unterschiede erkennen lassen. Da später aus diesen zwei verschiedenen Schizontensorten die männlichen und weiblichen Gametocyten hervorgehen, so

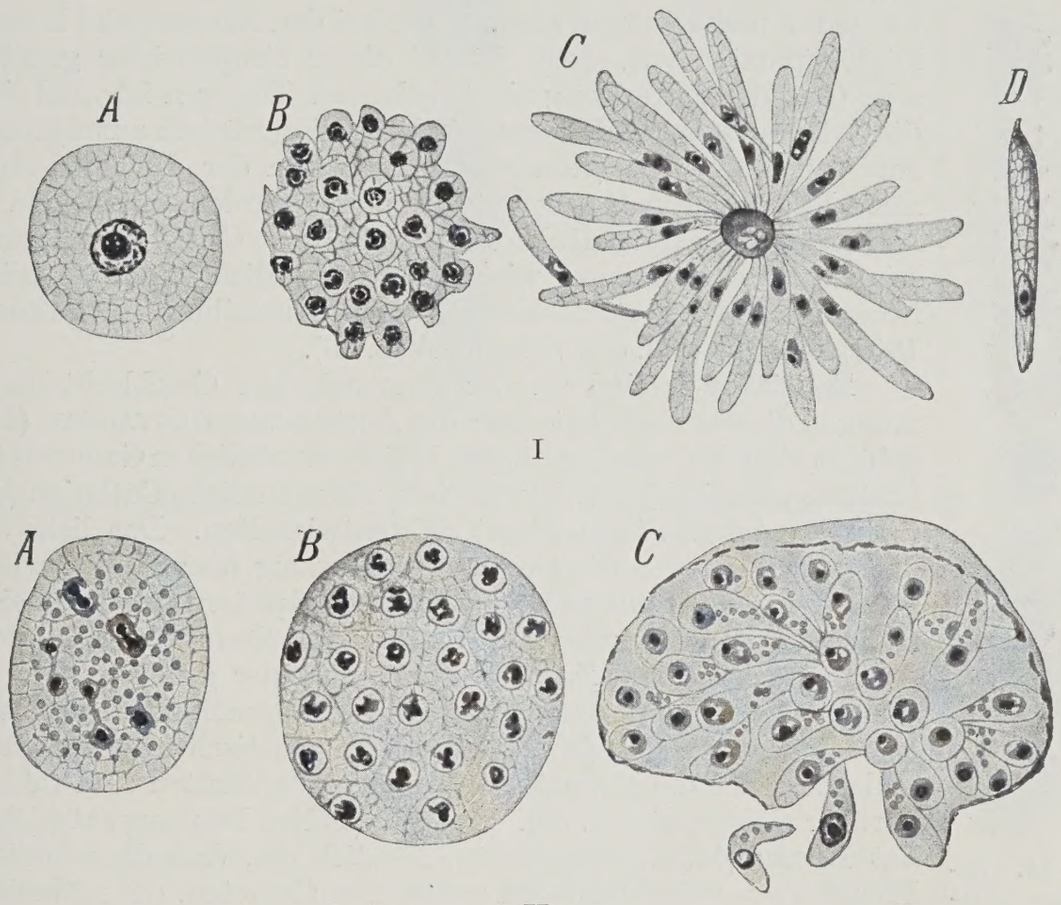



Abb. 33. *Cyclospora caryolytica* Schaud (Coccid.) ♀ (I) und ♂ (II) Schizogonie. I *A* Junger ♂ Schizont (Agamont). *B* und *C* Zerfallsteilung. *D* ♂ Merozoit (Agamet). II *A* halberwachsener Schizont (Agamont). *B* und *C* Zerfallsteilung desselben. Vergr. ca. 2000fach. Nach F. Schaudinn 1902.

kann man durch die ganze ungeschlechtliche Vermehrungsperiode hindurch männliche und weibliche Formen auseinanderhalten (Abb. 33). Das spricht aber in hohem Maße dafür, daß bereits die Sporozoiten, und zwar durch die Reduktion, sexuell verschieden determiniert sind, also haplogenotypische Geschlechtsbestimmung vorliegt.

Ähnliche Befunde machen das auch für die Gregarinen in hohem Maße wahrscheinlich, die nach Dobell und Jameson (1915) ebenfalls reine Haplonten sind. Für diese Sporozoen liegen aus älterer und neuerer Zeit eine Reihe von Beobachtungen vor, die zeigen, daß die heranwachsenden Gregarinen, die sich ja direkt aus den aus der Reduktion hervorgegangenen Sporozoiten entwickeln, bereits in ganz jungen Wachstumsstadien sexuell differenziert sind, sexuelle

Geschlechtsunterschiede aufweisen (Léger u. Dubosq 1909, Mühl 1921, Berlin 1927, Abb. 34). Das gilt selbst für viele Formen, die morphologisch isogam sind. Daher wird in dem Kapitel über die sexuelle Verschiedenheit isogamer Gameten erst das Nähere darüber mitgeteilt werden (s. S. 74).

### b) Diplohaplonten

#### α) Algen

Diplohaplonten mit antithetischem Generationswechsel sind bisher bei den Grünalgen nicht bekannt. Dagegen finden sich solche Formen bei den Braunalgen und zwar sind es die Gruppen der Cutleriales, Laminariales und Dictyotales. Auch bei den Ectocarpales kommen Diplohaplonten vor, doch ist bei dieser Gruppe über genotypische Geschlechtstrennung nichts bekannt. Dagegen ist wohl sicher die Gattung *Cutleria* als genotypisch haploheteröcisch anzusprechen. Aus den Zoosporen (Gonosporen), die von der diploiden *Aglaozonia*-Pflanze, dem Sporophyten gebildet werden, entwickeln sich hier entweder männliche oder weibliche Cutleriapflanzen. Die Geschlechtstrennung wird daher vermutlich durch die bei der Zoosporenbildung stattfindende Reduktionsteilung (Yamanouchi 1909) bewirkt (vgl. das Schema Abb. 35).

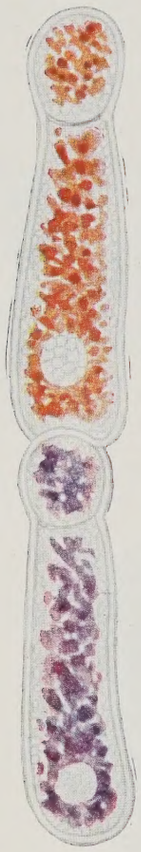


Abb. 34. *Gregarina polymorpha* (Sporozoon, Gregarine). Syzygie von jungen ♂ (vorn, Primit) und ♀ Gamonten (hinten, Satellit), die mit Neutralrot stark different gefärbt sind. Vergr. ca. 850fach. Nach Doroth. Mühl 1921.

Zu einem Zweifel an der genotypischen Geschlechtsbestimmung in diesem Falle hat aber die Angabe von Sauvageau (1908) geführt, daß aus unbefruchteten, isolierten weiblichen Gameten (also parthenogenetisch) sowohl weibliche wie männliche Cutlerien (ohne diploides *Aglaozonia*-Stadium) sich entwickelten. Das ließe auch daran denken, daß die Geschlechtstrennung hier ähnlich wie bei *Ectocarpus siliculosus* und *Spirogyra weberi* phänotypisch auf einem früheren Entwicklungsstadium in der Haplophase erfolgt. Andererseits braucht dieses Zuchtresultat mit einer genotypischen Geschlechtstrennung durchaus nicht in Widerspruch zu stehen in Anbetracht dessen, daß ja auch in einem genetisch festgelegten Geschlecht noch die Potenzen des anderen enthalten sind (näheres darüber siehe später S. 85). Auf eine andere Deutungsmöglichkeit hat Kniep (1928) hingewiesen, nämlich die, daß die weiblichen Pflanzen aus unbefruchteten weiblichen Gameten, die männlichen aus befruchteten Zygoten entstanden sein können. Man müßte dann aber, um die männliche Natur der diploiden Gametophyten zu erklären, die weitere Annahme machen, daß in der Diplophase der männliche Geschlechtsbestimmer dominiere. Wenn auch die Möglichkeit eines solchen Dominierens des einen Geschlechtsgenes über das andere in diploiden Gametophyten von Moosen neuerdings von Lorbeer (1927) gezeigt wurde, so erscheint doch eine solche Annahme zunächst unwahrscheinlich. Welche der Deutungen in dem Falle von *Cutleria* das richtige trifft, kann nur durch weitere eingehende experimentelle und cytologische Untersuchungen, die ja auch für die Klarstellung der bei *Cutleria* vielfach vorkommenden abweichenden Generationswechselerscheinungen dringend erwünscht wären, zur Entscheidung gebracht werden.

Klarer liegen die Verhältnisse für die Laminarien. Hier ist durch Sauvageau 1916, Kylin 1916, Kuckuck 1917 u. a. neuerdings eine zwerghafte haploide Geschlechtsgeneration festgestellt worden, die auch

deutliche sekundäre Geschlechtsunterschiede erkennen läßt (Abb. 36). Sauvageau (1916 u. 1918) beobachtete bei mehreren Arten (*Saccorrhiza bulbosa*, *Laminaria Cloustonii*), daß die Zoosporen (Gonosporen) eines isolierten Zoosporangiums in situ (also vor dem Austritt) keimten und dabei teils weibliche, teils männliche Gametophyten erzeugten. Leider ist das Zahlenverhältnis da-

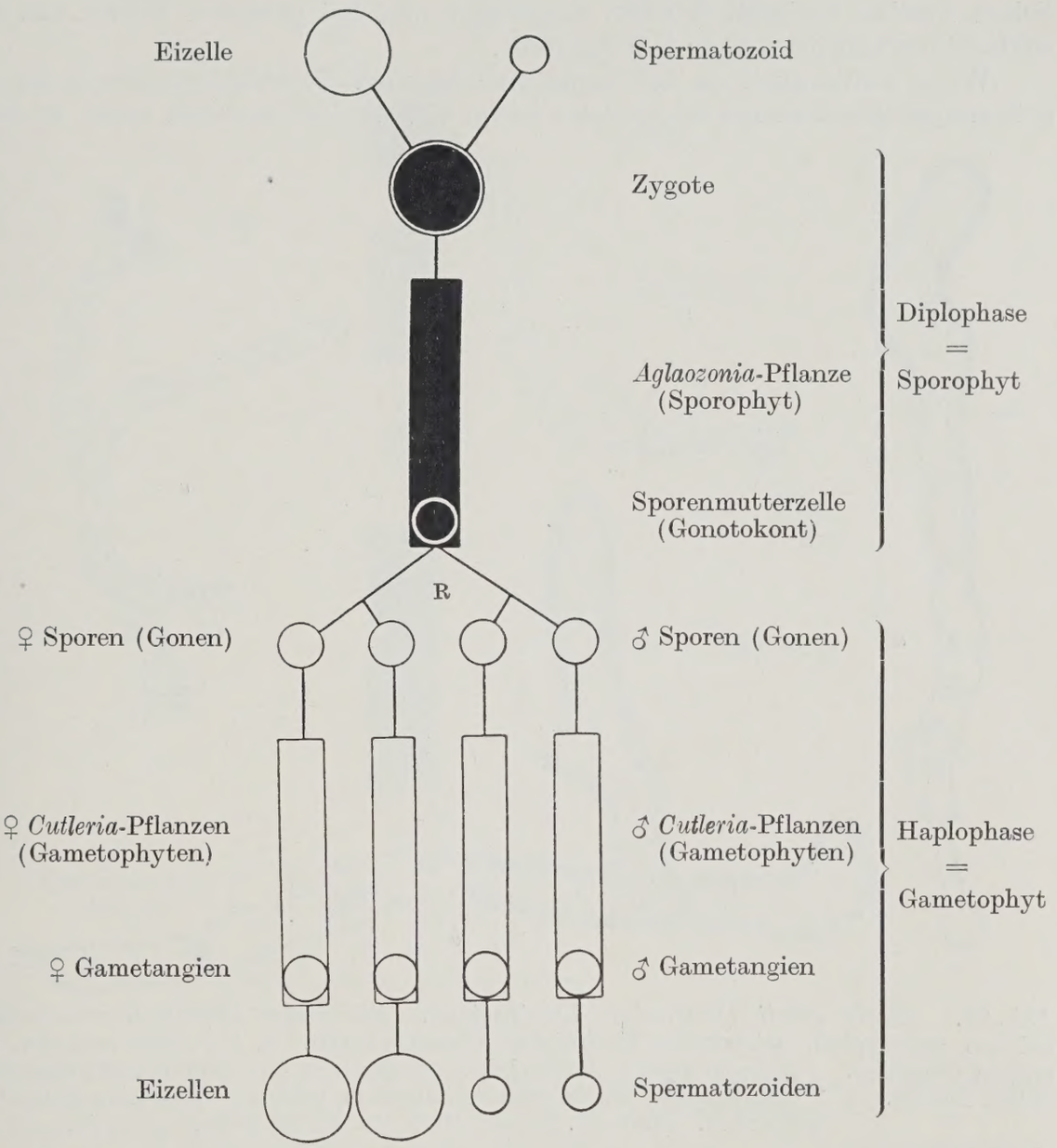



Abb. 35. Schematische Darstellung des Kernphasen- und Generationswechsels der diplohaplobiontischen getrenntgeschlechtlichen Braunalge *Cutleria*. Gleiche Entwicklung von Sporo- und Gametophyt. Haplogenotypische Geschlechtstrennung. In dem Schema bedeutet schwarz ausgefüllt die diploide Phase (Generation), weiß die haploide. Einzelne Zellen sind durch Kreise, als richtige Generationen oder Individuen auftretende Entwicklungsstadien durch langgestreckte Rechtecke gekennzeichnet. R Ort der Reduktion.

bei nicht festgestellt. Trotzdem spricht dieses Ergebnis in hohem Maße dafür, daß die Geschlechtsbestimmung haplogenotypisch erfolgt.

Auch den meisten Vertretern der Dictyotales dürfte wohl sicher haplogenotypische Geschlechtsbestimmung zukommen. Hoyt (1910) hatte durch Zuchtversuche mit *Dictyota dichotoma* gezeigt, daß aus Tetrasporen, bei deren

Bildung sich die Reduktion vollzieht, sich nur Geschlechtspflanzen entwickeln und zwar solche beiderlei Geschlechts. Die Versuche kranken zwar daran, daß die Aufzucht nicht im Aquarium unter Kontrolle gelang, sondern daß die auf Austernschalen zum Keimen gekommenen Tetrasporen an den natürlichen Standort ins freie Meer gebracht werden mußten. Ähnliche, allerdings noch weniger beweisende Versuche hat Wolfe (1918) mit der gleichfalls getrenntgeschlechtlichen *Padina variegata* Vikers ausgeführt und bei größeren Zahlen ein Geschlechtsverhältnis von 1 : 1 festgestellt.

Wenn somit auch an der haplogenotypischen Geschlechtsbestimmung der getrenntgeschlechtlichen Dictyotales kaum ein Zweifel bestehen kann, so wäre

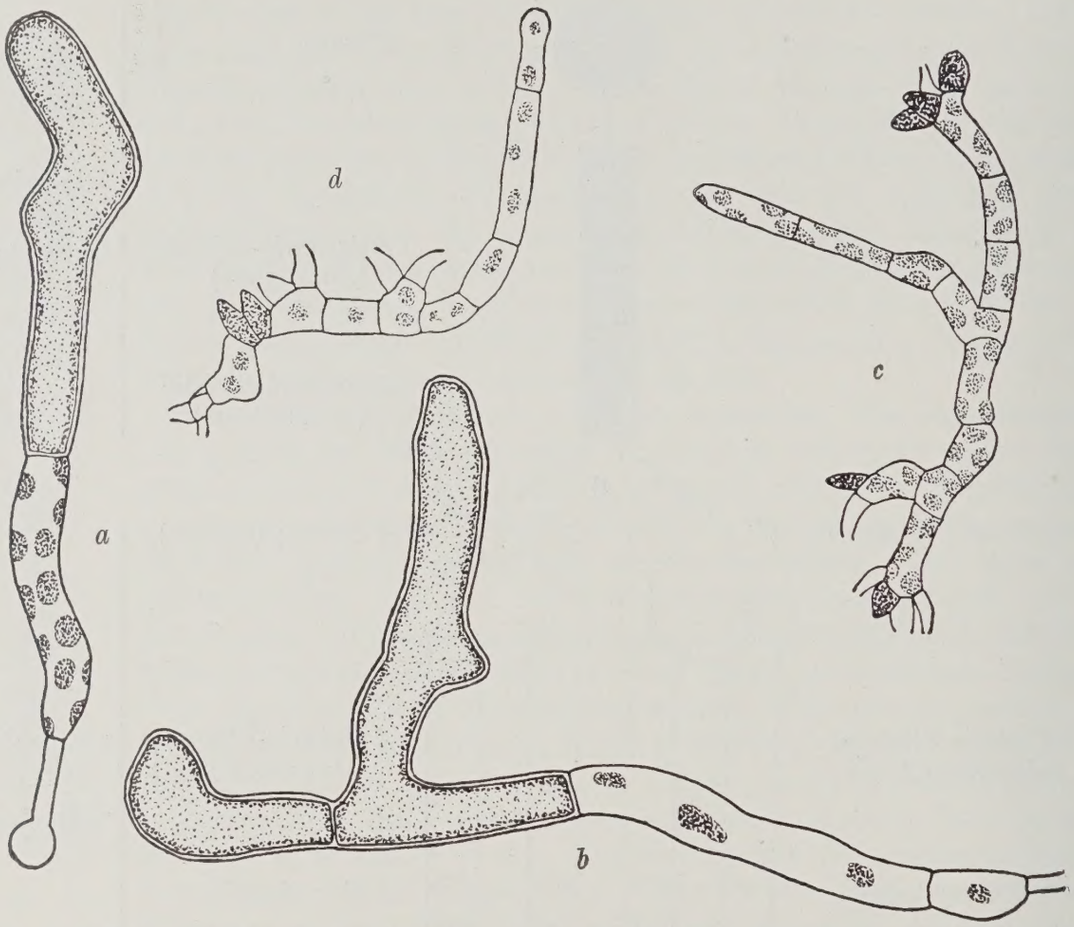



Abb. 36. *Alaria Pilaii* (Braunalge, Laminariale). Sekundäre Geschlechtsunterschiede bei den genotypisch getrenntgeschlechtlichen Gametophyten. *a*, *b* ♀ Gametophyten mit großen Oogonien. *c* ♂ Gametophyt, Antheridien, größtenteils noch mit Inhalt, vegetative Zellen lebend. *d* ♂ Gametophyt, Antheridien größtenteils entleert, vegetative Zellen abgestorben. Nach H. Printz 1922 aus Kniep 1928.

eine Bestätigung durch genauere Zuchtversuche, vor allem auch durch die hier sehr leicht mögliche Tetradenanalyse, sehr erwünscht.

Obwohl auch für Florideen eine Prüfung der Geschlechtsverhältnisse durch Kulturversuche bisher nicht ausgeführt worden ist, wird man wohl nicht fehlgehen, denjenigen Arten, speziell der diplohaplobiontischen Florideen, bei denen weibliche und männliche Geschlechtsorgane stets bei verschiedenen Individuen gefunden werden, haplogenotypische Geschlechtsbestimmung zuzuschreiben. Direkt bewiesen scheint das bisher nur für *Griffithsia bornetiana* durch Kulturversuche von Lewis (1912). Auch hier handelt es sich allerdings nur um nicht kontrollierte Zuchten, indem er mit Tetrasporen beschickte Austernschalen im Meerwasser aussetzte. Von den ausgesetzten keimenden Tetrasporen fand er

bei der Kontrolle unter 23 entwickelten Pflanzen 11 weibliche und 12 männliche (vgl. das Schema der Florideenentwicklung Abb. 37). In einem Falle aber traf er zwei große Individuen, die den Eindruck zwittriger Formen erweckten. Genauere Prüfung ergab jedoch, daß es sich um vier dicht aneinandersitzende

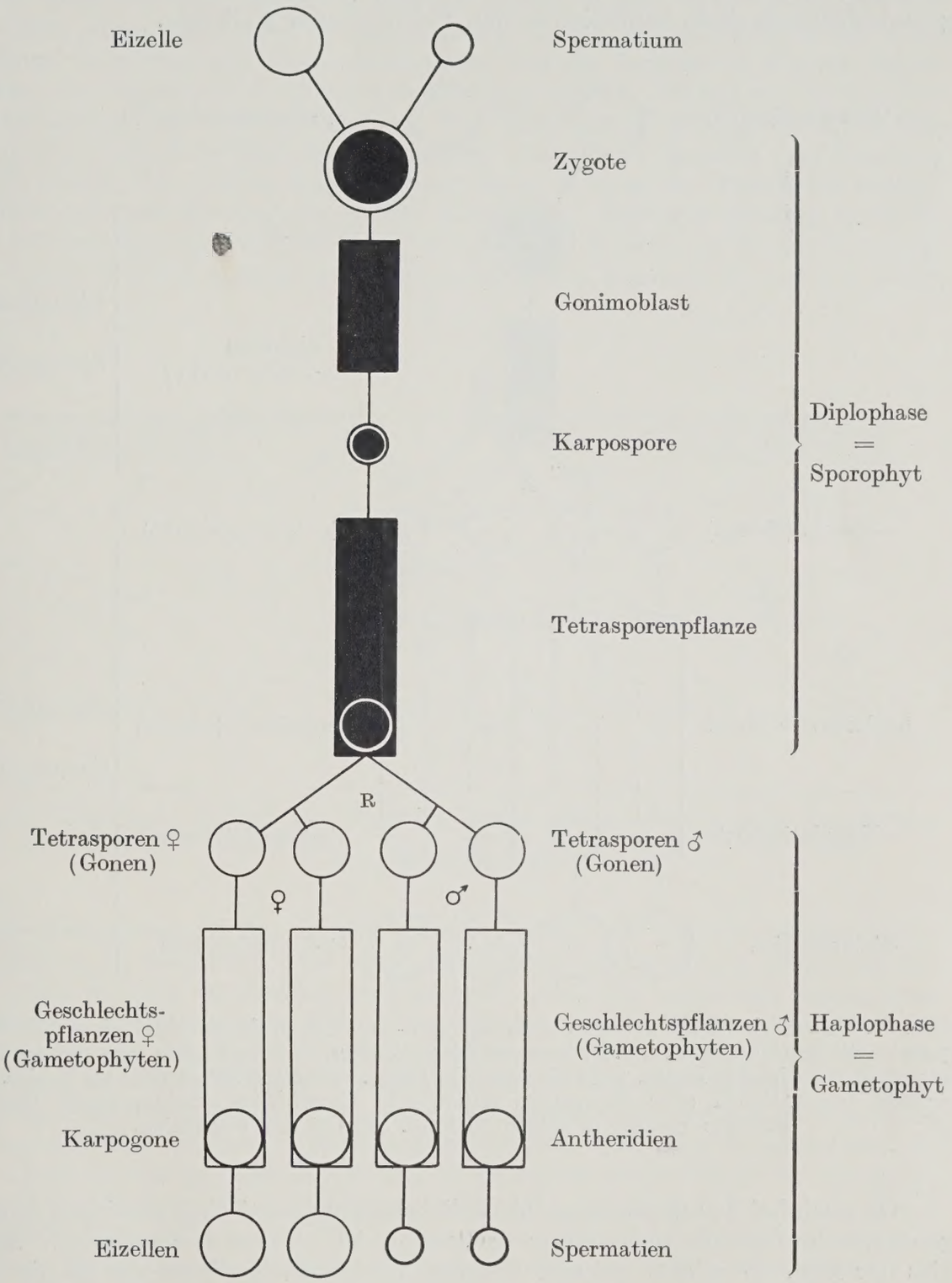



Abb. 37. Schematische Darstellung des Kernphasen- und dreigliedrigen (antithetisch-homologen) Generationswechsels einer diplohaplobiontischen getrenntgeschlechtlichen Rotalge, z. B. *Polysiphonia*. In dem Schema bedeutet schwarz ausgefüllt die diploide Phase, weiß die haploide Phase. Einzelne Zellen sind als Kreise, als richtige Generationen oder Individuen auftretende Entwicklungsstadien durch langgestreckte Rechtecke gekennzeichnet. R Ort der Reduktion.

Pflänzchen handelte, von denen zwei weiblich, zwei männlich waren. Hier waren, wie das oft geschieht, offenbar die vier Tetrasporen eines Tetrasporangiums beisammen geblieben und hatten sich gleichzeitig entwickelt. An der Herbeiführung der sexuellen Trennung durch Reduktion kann somit hier kaum ein Zweifel bestehen. Und so wird dies wohl auch bei allen übrigen wirklich streng getrenntgeschlechtlichen diplo-haplobiontischen Florideen der Fall sein.

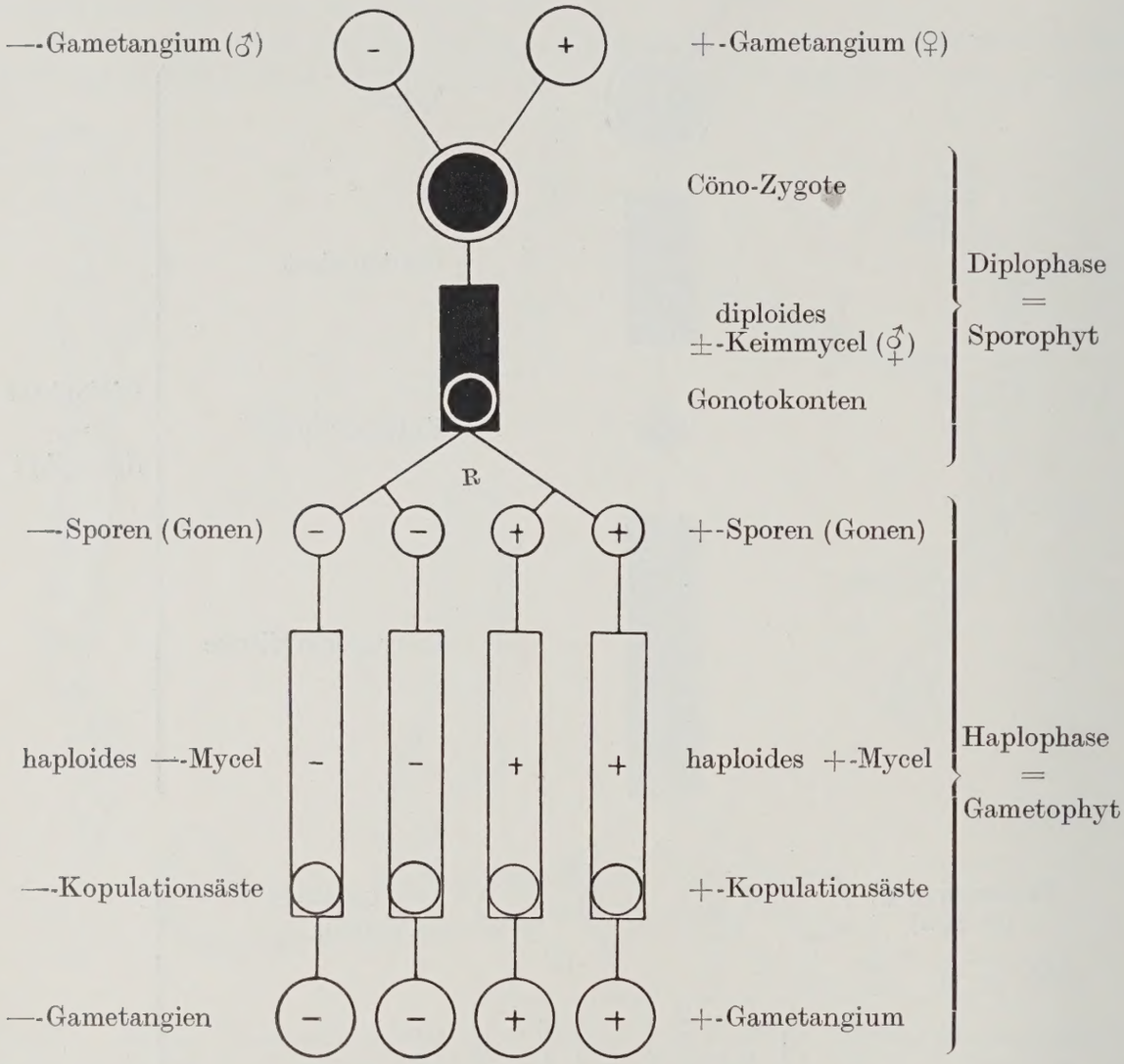



Abb. 38. Schematische Darstellung des Kernphasen- und Generationswechsels einer getrenntgeschlechtlichen Mucorinee, z. B. *Phycomyces Blackesleeanus*. In dem Schema bedeutet schwarz ausgefüllt die diploide Phase, weiß die haploide Phase. Einzelne Zellen sind als Kreise, als richtige Generationen oder Individuen auftretende Entwicklungsstadien durch langgestreckte Rechtecke gekennzeichnet. R Ort der Reduktion.

Ob auch bei den getrenntgeschlechtlichen haplobiontischen Florideen haplogenotypische Geschlechtstrennung vorkommt, ist nicht sicher bekannt. Wäre dies der Fall, so müßte bei den Formen, bei denen im Anschluß an die Befruchtung und Reduktion alle vier Zellen (Gonen) sich entwickeln und Karposporen liefern, der Gonimoblast Karposporen von männlicher und weiblicher Tendenz erzeugen. Bei den Formen vom *Nemalion*-Typ dagegen, bei denen nur einer der vier Gonenkerne sich weiter entwickelt, müßten aus einem Karpogon nur männliche oder nur weibliche Individuen hervorgehen.

### β) Pilze (mit Ausnahme der Hymenomyceten)

Wir wenden uns nun den diplohaplobiontischen Pilzen mit antithetischem Generationswechsel zu und beginnen mit den Mucorineen, trotzdem man sie vom Standpunkt des reinen Kernphasenwechsels aus mit einem gewissen Recht auch zu den reinen Haplonten zählen kann. Doch empfiehlt sich ihre Behandlung in diesem Zusammenhang, da durch die Entwicklung eines diploiden Urmycels, des Keimsporangiums, aus der keimenden Zygote phänotypisch eine besondere diploide Generation gegeben ist, und erst die bei der Zoosporenbildung des Keimsporangiums zur Entwicklung gelangten einkernigen Zoosporen einen haploiden Kern erhalten. Wenn die Angabe von Burgeff (1917) richtig ist, daß in dem Urmycel keine Teilung der Paarkerne erfolgt, sondern die erste Kernteilung, welche zugleich die Reduktionsteilung darstellt, erst bei der Sporenbildung eintritt, so wäre die Ausbildung dieses Urmycels, also dieser deutlich ausgeprägten morphologischen Generation, nur den vielen

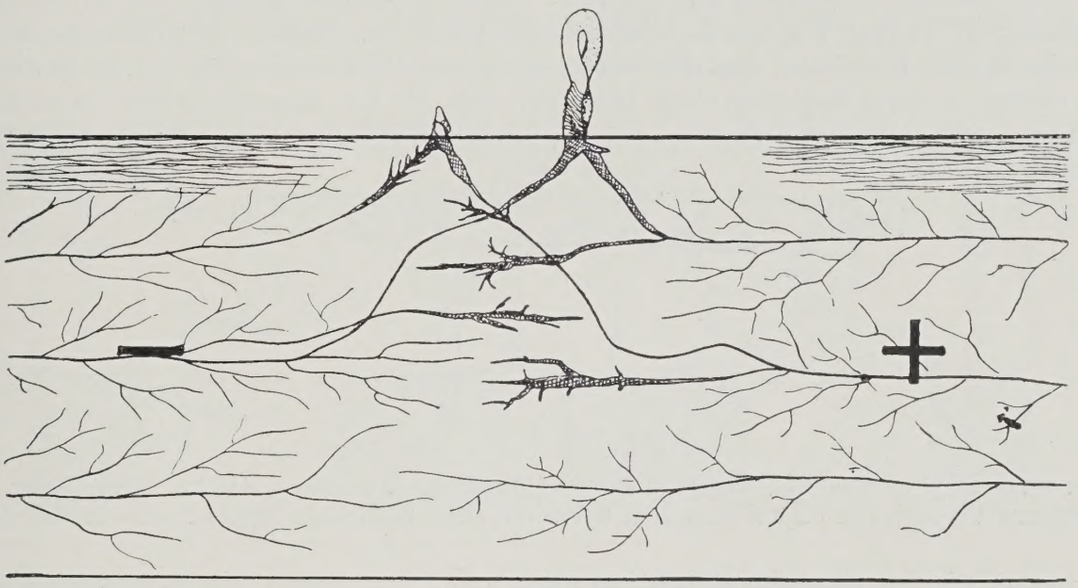


Abb. 39. *Phycomyces Blakesleeanus* Burg (Mucorinee) Schema für die ersten Kopulationsvorgänge beim Zusammentreffen des — (♂) des + (♀) Mycels. Vergr. 14fach. Nach Burgeff 1924.

Zygotenkernpaaren in der Zygote (es handelt sich ja um eine Gametangienkopulation) zu verdanken, und durch die vielfache Befruchtung gewissermaßen eine echte diploide Generation vorgetäuscht. Mag die endgültige cytologische Aufklärung erfolgen wie sie will, sicher haben wir es bei einem großen Teil der Mucorineen mit haplogenotypischer Geschlechtsbestimmung zu tun, wie die berühmt gewordenen Versuche von Blakeslee (1904) gezeigt haben. Die Sporen des Urmycels sind bei diesen haploheteröcischen Formen männlich oder weiblich differenziert und aus ihnen entstehen männliche oder weibliche Mycelien (Abb. 38, 39). Diese Art der haplogenotypischen Geschlechtsbestimmung ist für eine große Anzahl von Mucorineen durch Blakeslee und seine Mitarbeiter, ferner durch Burgeff (1915, 1924), sowie Saito und Naganishi (1914, 1915) nachgewiesen worden. Besonders eingehend ist *Phycomyces Blakesleeanus*[1]) untersucht.

Daß die Geschlechtsbestimmung der getrenntgeschlechtlichen Mucorineen genotypisch erfolgt, kann als sicher gelten, wenn auch die Cytologie nicht vollkom-

1) Diese Art ist in den meisten Arbeiten als *Phyc. nitens* bezeichnet. Erst neuerdings hat Burgeff (1925) gezeigt, daß er nicht mit dem *Phyc. nitens* (Kunze) von Tiegh et Le Monnier identisch ist und sie deshalb neu benannt.

men klar gestellt ist und gewisse experimentelle Ergebnisse nicht ohne weiteres damit übereinzustimmen scheinen. So ist zunächst das Zahlenverhältnis der aus den Ursporen[1]) hervorgehenden geschlechtlich differenzierten Mycelien in der Regel nicht, wie zu erwarten 1 : 1, sondern weicht vielfach ab. Ja, es können sogar aus einem Keimsporangium von *Phycomyces* nur Sporen eines Geschlechts hervorkommen. So waren in einem Falle bei BLAKESLEE 107 isolierte Sporen von einem Keimsporangium alle (—)-geschlechtlich. Diese abweichenden Ergebnisse können aber nur auf sekundären Bedingungen beruhen (wie schnellere Entwicklung der einen Sorte von Kernen usw.) und an der Auffassung der genotypischen Geschlechtsbestimmung nichts ändern. Daß an dieser nicht zu zweifeln ist, geht vor allen Dingen aus Bastardierungsversuchen von BURGEFF (1915) hervor. BURGEFF kreuzte eine Mutante von *Phycomyces Blakesleeanus*, *Ph. piloboloides* Plusmycel mit dem Minusmycel von *Phycomyces Blakesleeanus*. Dabei traten in den aus den Ursporen des Keimsporangiums gewonnenen Mycelien nicht nur die beiden Elterntypen, sondern durch Umkombination der Gene auch Minusmycelien der Variation *piloboloides* und Plusmycelien der Stammart auf. Damit ist aber bewiesen, daß die Determinierung des Geschlechtes an in bestimmten Chromosomen liegende Gene geknüpft ist, die bei Kreuzung mit in anderen Chromosomen liegenden Genen umkombiniert werden können. Somit liegt frag-

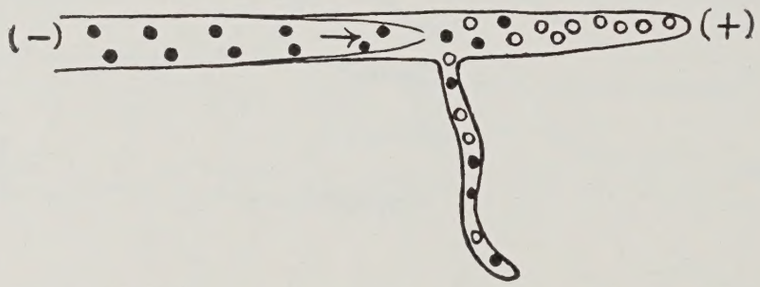



Abb. 40. *Phycomyces Blakesleeanus* BURG (Mucorinee). Schematische Darstellung von BURGEFFS Versuch der experimentellen Synthese eines neutralen Mycels. Aus KNIEP 1928.

los genotypische Geschlechtsbestimmung vor. In diesen Kreuzungsresultaten treten allerdings auch vielfach Unregelmäßigkeiten in den Zahlenverhältnissen auf, die aber, wie die oben erwähnten, durch allerhand Unregelmäßigkeiten bei der Sporenbildung wenigstens teilweise erklärt werden können (Vielkernigkeit des Keimsporangiums und dadurch mögliches verschiedenes Verhalten einzelner Gonenkerne).

Nun treten bei den getrenntgeschlechtlichen Mucorineen häufig sog. neutrale Mycelien auf, die auch durch Aussaat von Ursporen[1]) gewonnen werden können. Diese neutralen Mycelien können vielfach, wenn auch in etwas abgeänderter Weise, Gametangien bilden, die untereinander kopulieren und normale Zygoten bilden. Auch können aus ihnen reine +- und —-Mycelien abspalten. Das Vorkommen dieser neutralen ♂ Mycelien steht mit der Annahme einer genotypischen Geschlechtstrennung durchaus nicht in Widerspruch; es sind eben Miktohaplonten, die +- und —-Kerne enthalten. Daß dem so ist, hat vor allem BURGEFF (1915) in der Weise bewiesen, daß er solche neutrale Mycelien künstlich durch eine Synthese von +- und —-Mycel herstellte. Er führte das in der Weise aus, daß er das Protoplasma junger Sporangienträger einer —-Kultur in den an der Basis abgeschnittenen Sporangienträger einer +-Kultur durch leichten Druck auf die Zelle in den letzten überleitete und

1) Ursporen sind die von dem Keimsporangium gebildeten ersten Zoosporen (Gonosporen).

so das Plasma und die Kerne der beiden Geschlechtsformen vermischte (Abb. 40). Das hieraus entwickelte Mycel erwies sich dann in den meisten Fällen als neutral. Solche neutrale Mycelien erhält man auch, wenn man Teile des Keimsporangiums regenerieren läßt, was in verschiedener Weise erzielt werden kann (Blakeslee, Burgeff, Orban, Schwarz). Es kann somit keinem Zweifel unterliegen, daß diese neutralen zwittrigen Mycelien sonst getrenntgeschlechtlicher Mucorineen keine echten, genotypisch einheitlichen Zwitter sind, sondern daß es heterokaryotische Miktohaplonten sind, die +- und —-Kerne enthalten. Eine nachträgliche zufällige Verteilung von +- und —-Kernen auf gesonderte Zellabschnitte ermöglicht dann Gametenbildung und Kopulation.

Blakeslee hatte zunächst die beiden Geschlechter der heterözischen Mucorineen als +- und —-Geschlechter bezeichnet, da der eigentliche Geschlechtscharakter infolge der Isogamie nicht unterschieden werden konnte. Durch Bastardierung mit anderen Arten ist nun die Möglichkeit gegeben, die +- und —-Geschlechter der verschiedenen Arten und Stämme zu identifizieren. Bei den Kreuzungen verschiedener Arten kommen allerdings (mit Ausnahme eines Bastards zweier *Phycomyces*-Arten) echte Bastarde nie zustande; doch genügt

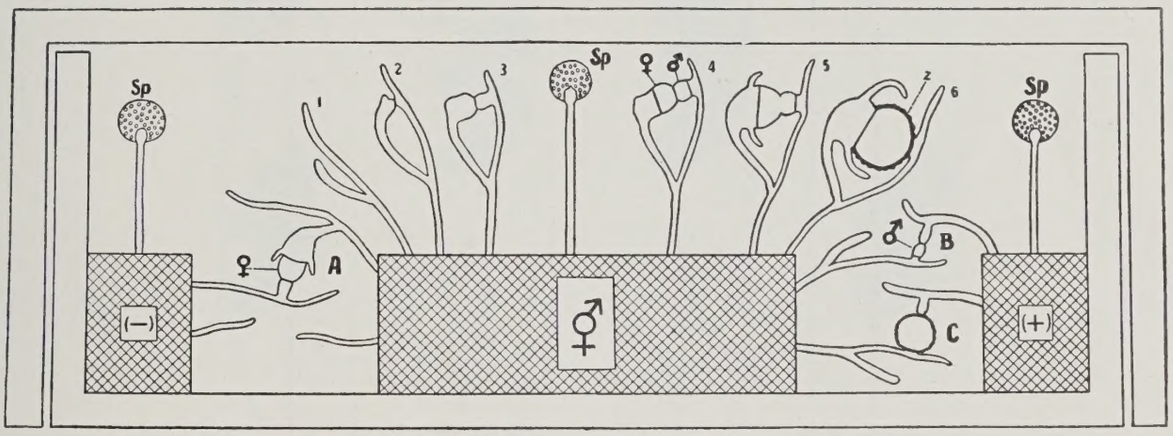



Abb. 41. Schematische Darstellung der Kreuzung des getrenntgeschlechtlichen *Mucor* V mit der gemischtgeschlechtlichen *Absidia spinosa*. Nach Blakeslee 1915.

hier die sexuelle Affinität vielfach zur Ausbildung der Gametangien und zur Kopulation; man spricht dann von Hybridisationen. Besonderes Interesse bieten nun Kreuzungen zwischen Mycelien getrenntgeschlechtlicher Arten mit anisogamen zwittrigen Arten, da auf diese Weise auch das eigentliche Geschlecht der +- und —-Stämme feststellbar ist. Derartige Versuche, die Blakeslee (1915) und Burgeff (1924) in größerem Umfange ausgeführt haben, ergaben, daß das —-Geschlecht als das männliche, das +-Geschlecht als das weibliche anzusprechen sind. Auf der schematischen Abb. 41 nach Blakeslee ist das Ergebnis eines solchen Versuches zur Darstellung gebracht. Das —-Mycel des isogamen getrenntgeschlechtlichen *Mucor V* kopuliert mit dem weiblichen Lateralast (Oogon), das +-Mycel mit dem männlichen Terminalast (Antheridium). Wir werden später in dem Kapitel über die relative Sexualität uns nochmals mit diesen Bastardierungen beschäftigen.

Die meisten Ascomyceten sind, wie oben erwähnt, haplosynöcisch und die Geschlechtsbestimmung erfolgt phänotypisch innerhalb der Haplophase. Neuerdings ist jedoch in verschiedenen Gruppen auch das Vorkommen von genotypischer Getrenntgeschlechtlichkeit aufgefunden worden. So hat Derx (1925) bei *Penicillium luteum* Getrenntgeschlechtlichkeit experimentell nachgewiesen. Er isolierte einzelne Ascosporen und kombinierte die daraus sich ent-

wickelnden Mycelien paarweise. Dabei ließen sich zwei scharf gesonderte Gruppen erkennen. Die Angehörigen einer Gruppe bilden keine Perithecien, Angehörige verschiedener Gruppen (Geschlechter) bilden Perithecien. Auffallend ist die Verschiedenheit der sexuellen Reaktion. Wir kommen darauf in anderem Zusammenhang noch zurück (s. S. 96).

Auch die zur Familie der Exoascales gehörige Gattung *Taphrina* ist genotypisch getrenntgeschlechtlich (Wieben 1927). Bei diesen Pilzen erwiesen sich die von Ascosporen reichlich gebildeten Sproßkonidien als einkernige Gameten, die kopulierten und ein Zweikernmycel lieferten. Die genauere Prüfung ergab, daß bei Kulturen von einzelisolierten Konidien keine Kopulation auftrat. Stellte man aber die möglichen Kombinationen zwischen Konidienkulturen her, die von den 8 Sporen eines Ascus angelegt worden waren, so ergab sich, daß je 4 davon untereinander nicht kopulierten, mit den 4 anderen kombiniert aber kopulierten (Abb. 42). Durch diese Tetradenanalyse ist natürlich genotypische Getrenntgeschlechtlichkeit einwandfrei erwiesen.

| | 1 | 2 | 3 | 4 | 5 | 6 | 7 | 8 |
|---|---|---|---|---|---|---|---|---|
| 1 | — | — | — | — | + | + | + | + |
| 2 | — | — | — | — | + | + | + | + |
| 3 | — | — | — | — | + | + | + | + |
| 4 | — | — | — | — | + | + | + | + |
| 5 | + | + | + | + | — | — | — | — |
| 6 | + | + | + | + | — | — | — | — |
| 7 | + | + | + | + | — | — | — | — |
| 8 | + | + | + | + | — | — | — | — |

Abb. 42. *Taphrina* (Ascomycet Exoascale). Sexuelle Reaktion der Abkömmlinge der acht Sporen eines Ascus gegeneinander.
Nach Untersuchungen von Wieben 1927 aus Kniep 1928.

Auch unter den höheren Ascomyceten, den Discomyceten, bei denen ja im allgemeinen die Gemischtgeschlechtlichkeit durch das Auftreten der männlichen und weiblichen Gametangien an dem gleichen Mycel deutlich erkennbar ist, haben für *Ascobolus magnificus* Dodge und *Ascobolus carbonarius* Karst. Dodge (1920) und Betts (1926) experimentell Getrenntgeschlechtlichkeit nachgewiesen. Mycelien aus isolierten Ascosporen ergaben niemals Apothecien, während solche bei paarweiser Kombination verschiedener Mycelien bei einem Teil der Kombinationen auftraten. Obwohl die Bildung der Geschlechtsorgane in diesen Versuchen noch nicht genauer verfolgt wurde, und daher auch noch nicht festgestellt ist, welche Kulturen männlich und welche weiblich sind, so liegt doch sicher haplogenotypische Geschlechtstrennung vor, da Betts durch Isolierung der 8 Ascosporen eines Ascus gefunden hatte, daß von den 7 erhaltenen Mycelien 4 dem einen, 3 dem anderen Geschlecht zugehörten.

Neuerdings ist von Shear und Dodge (1927), Dodge (1927, 28) und Wilcox (1928) für verschiedene *Neurospora*-Arten haplogenotypische Geschlechtsbestimmung nachgewiesen. *Neurospora grassa* und *sitophila* sind streng getrenntgeschlechtlich, wie Kulturen und Kombinationen von Einspormycelien ergaben.

Bei *Neurospora sitophila* liegen die 8 Ascosporen in dem schmalen Ascus in einer Reihe angeordnet; die beiden ersten Mitosen sind in der Längsrichtung des Ascus eingestellt und wenn auch die dritte Kernteilungsspindel quer zur Längsrichtung des Ascus steht, so erfolgten doch die Zellteilungen in regelmäßig geordneter Weise quer zur Längsrichtung des Ascus. Dadurch war hier die Möglichkeit gegeben, durch die verschiedenen möglichen Kombinationen der isolierten, in ihrer Lage bekannten Ascosporen (1—8) festzustellen, in welcher der drei Teilungen die Geschlechtsbestimmung und somit die Reduktion erfolgt

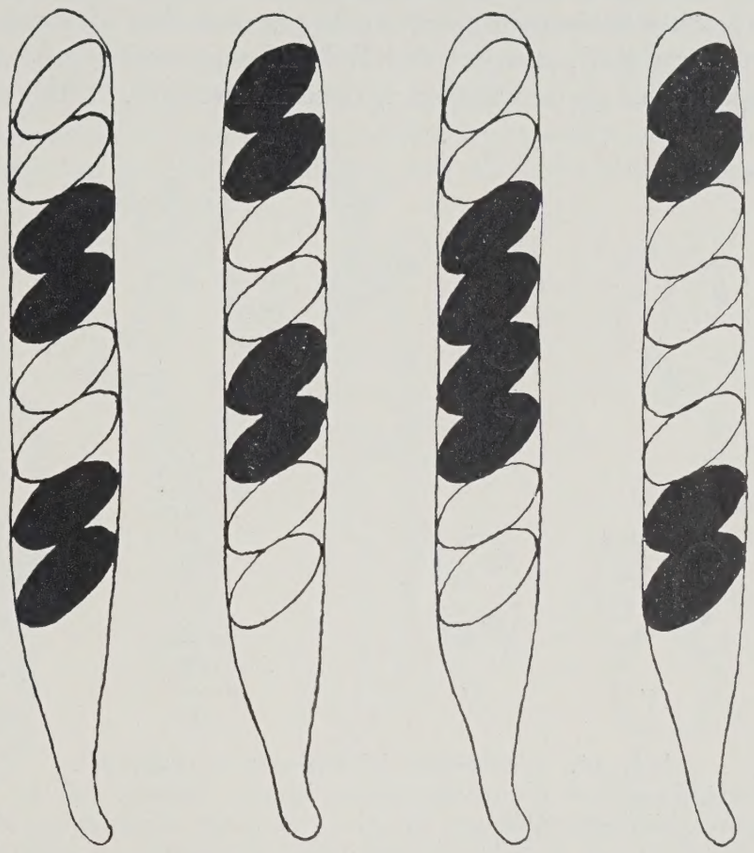



Abb. 43. *Neurospora sitophila* (Ascomycet).
Schematische Darstellung der vier möglichen Anordnungen der sexuell determinierten ♂ und ♀ Ascosporen im Ascus. Schwarz A-Haplont (♂ = $\alpha$), weiß B-Haplont (♀ = $\gamma$). Nach Wilcox 1928.

(M. S. Wilcox 1928). Es wurde nämlich auf diese Weise gefunden, daß die Ascosporen in einer der vier folgenden Kombinationen im Ascus angeordnet liegen (vgl. Abb. 43):

| | | | | |
|---|---|---|---|---|
| 1. | AA ($\alpha\alpha$), | BB ($\gamma\gamma$), | AA ($\alpha\alpha$), | BB ($\gamma\gamma$) |
| 2. | BB ($\gamma\gamma$), | AA ($\alpha\alpha$), | BB ($\gamma\gamma$), | AA ($\alpha\alpha$) |
| 3. | AA ($\alpha\alpha$), | BB ($\gamma\gamma$), | BB ($\gamma\gamma$), | AA ($\alpha\alpha$) |
| 4. | BB ($\gamma\gamma$), | AA ($\alpha\alpha$), | AA ($\alpha\alpha$), | BB ($\gamma\gamma$) |

Nach diesen Ergebnissen kann die Reduktion nur in der zweiten Teilung erfolgt sein. Fände sie in der ersten Teilung statt, so müßten je vier gleichgeschlechtliche Sporen nebeneinander liegen, geschähe sie jedoch durch die dritte Teilung, so müßten immer abwechselnd eine männliche und eine weibliche aufeinander folgen, resp. 4 Paare von Sporen, von denen jedes je eine weibliche und eine männliche enthielte.

Weiterhin haben nun Shear und Dodge (1927) die merkwürdige Tatsache festgestellt, daß *Neurospora tetrasperma* (die meist vier Sporen bildet) gewöhnlich gemischtgeschlechtlich ist, da in Kulturen von Einspormycelien Perithezien gebildet werden; daß aber aus gelegentlich vorkommenden abnormen, kleinen Sporen getrenntgeschlechtliche Haplomycelien entstehen. Auch können sich von gemischtgeschlechtlichen Mycelien bei Konidienbildung getrennt-geschlechtliche ♂- und ♀-Mycelien abspalten. Diese merkwürdigen Geschlechtsverhältnisse erklären sich nach cytologischen Untersuchungen von Dodge (1928) in der Weise, daß fraglos auch bei den gemischt-geschlechtlichen Einspormycelien zwar haplogenotypische Geschlechtsbestimmung vorliegt, daß die vier normalen Sporen aber Miktohaplonten sind, die bei der Zellbildung zwei Kerne mitbekommen, von denen fraglos einer ♂, der andere ♀ determiniert ist. (Man darf die daraus

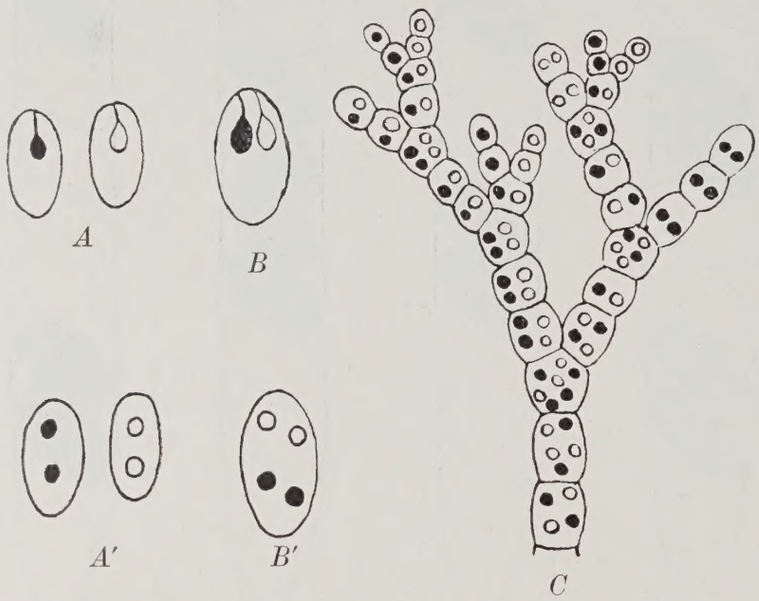



Abb. 44. *Neurospora tetrasperma* (Ascomycet).
Schematische Darstellung der Kernverhältnisse in den Sporen (*A*, *B*) und im miktohaplontischen, gemischtgeschlechtlichen Mycel *C*. *A* junge (einkernige) eingeschlechtliche Ascosporen; *A'* dieselben reif (zweikernig); *B* junge (zweikernige) gemischtgeschlechtliche Ascosporen (Miktohaplont); *B'* dieselbe reif (vierkernig); *C* gemischtgeschlechtliches Mycel (Miktohaplont) in Konidienbildung. Am linken oberen Astende Bildung zweikerniger, gemischtgeschlechtlicher Konidien (Miktohaplonten), an den mittleren Ästen Bildung getrenntgeschlechtlicher, einkerniger Konidien (reine Haplonten), an den rechten Ästen Bildung getrenntgeschlechtlicher, zweikerniger Konidien (reine Haplonten). ♂ Kerne schwarz, ♀ Kerne weiß. Nach Dodge 1928.

hervorgehenden Haplomycelien daher nicht mit Dodge als homothallisch bezeichnen; sie sind eben wie die neutralen Mycelien der Mucorineen Miktohaplonten.) Die abnormen, kleinen Sporen enthalten zunächst nur einen Kern, es sind also reine Haplonten (Abb. 44). Dodge zeigte auch, daß die cytologischen Bilder der Sporenbildung durchaus die Verteilung männlicher und weiblicher Kerne auf jede der vier Ascosporen möglich erscheinen lassen. Die Abspaltung getrenntgeschlechtlicher Konidien von gemischtgeschlechtlichen Miktohaplonten kann sowohl durch Bildung einkerniger Konidien (die, wenn auch verhältnismäßig selten, beobachtet wurden) zustandekommen als auch durch die Verteilung zweier gleichgeschlechtlicher Kerne (Abb. 44C).

Schließlich sind noch die Laboulbeniaceen hier anzuführen, von denen vermutlich ein großer Teil haplogenotypisch getrenntgeschlechtlich ist. Experimentelle Prüfung liegt zwar bei dieser Pilzgruppe noch nicht vor, doch hat

gewissermaßen die Natur selbst ein solches Experiment ausgeführt. Von den (meist in 4-Zahl vorhandenen) Ascosporen bleiben nämlich je 2 vereint, und aus einem solchen Sporenpaar (Abb. 45) entwickeln sich je ein männliches und weibliches Individuum. Das spricht natürlich in hohem Grade für eine haplogenotypische Geschlechtsbestimmung. Dafür spricht aber auch die bei *Dioicomyces* vorkommende Heterosporie. Der Geschlechtsunterschied ist nämlich schon an den Sporen ausgeprägt, indem die männliche Spore kleiner ist (Abb. 45).

Von den Basidiomyceten behandeln wir hier zunächst nur die Ustilagineen, während die Autobasidiomyceten (Hymenomyceten) der bei ihnen auftretenden Besonderheiten wegen in einem eigenen Abschnitt zur Darstellung gelangen sollen. Wie Kniep (1919) zuerst feststellte, sind die Ustilagineen genotypisch getrenntgeschlechtlich. Die von einem Promycel abstammenden Sporidien (Abb. 46) gehören zur Hälfte dem einen, zur anderen Hälfte dem anderen Ge-

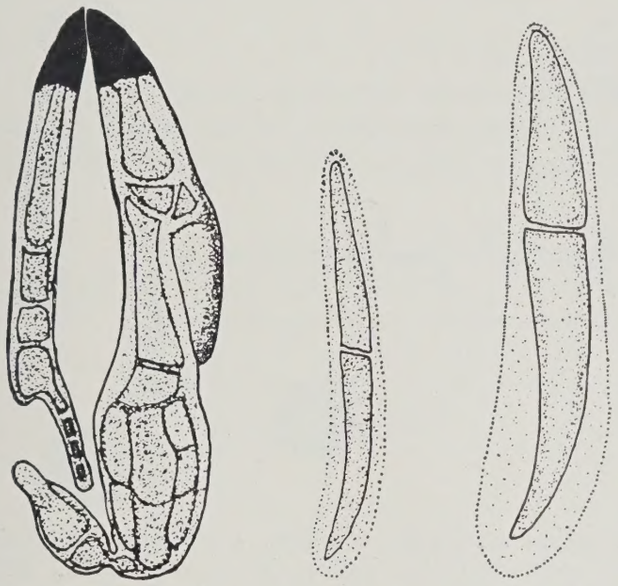



Abb. 45. *Dioicomyces Anthici* (Laboulbeniacee). *a* ♀ und ♂ Individuen eines Sporenpaares. ♂ mit endogen gebildeten Spermatien. Trichogyne des ♀ dem ♂ zugewandt. *b* ♂, *c* ♀ Spore. Nach Thaxter aus Kniep 1928.

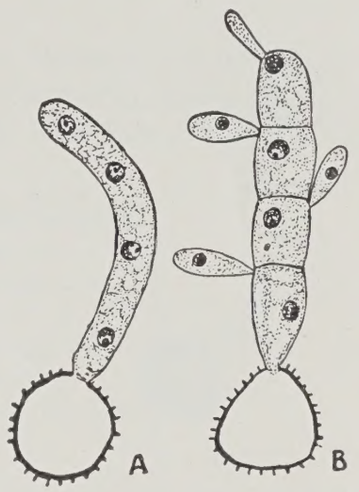



Abb. 46. *Ustilago Scabiosae* (Brandpilz). *A* Promycel mit vier Kernen; Querwände noch nicht gebildet. *B* Jede Promycelzelle hat ein Sporidium gebildet. Nach Harper, aus Bonner Lehrbuch.

schlecht an. Daß diese äußerlich nicht kenntliche Trennung in ein +- und —-Geschlecht tatsächlich durch die Reduktionsteilung herbeigeführt wird, hat Dickenson (1927) durch eine Tetradenanalyse von *Ustilago levis* bewiesen. Er isolierte von jeder der vier Promycelzellen je ein Sporidium und konnte feststellen, daß zwei davon dem +-, zwei dem —-Geschlecht angehörten. Das Promycel ist somit ein Miktohaplont (wie der vierzellige Keim von *Gonium*).

Da artverschiedene Sporidien der Ustilagineen sich leicht bastardieren lassen, so ist hier, wenn auch nicht die Identität von +- und —-Formen mit männlich und weiblich, so doch die Gleichheit resp. Verschiedenheit der Geschlechter der Sporidien verschiedener Stämme resp. verschiedener Arten, wie bei den Mucorineen, feststellbar (Kniep 1926).

Außer der Sporidienkopulation kommt bei manchen *Ustilago*-Arten (*Ustilago nuda*, *Ust. tritici*) auch Kopulation der Promycelzellen vor, und zwar sowohl zwischen je zwei Promycelzellen einer Brandspore, wie zwischen solchen ver-

schiedener (Abb. 47)[1]). Schon die paarweise Kopulation der vier aus der Reduktion hervorgegangenen Promycelzellen machte es wahrscheinlich, daß auch bei diesen Arten genotypische Geschlechtstrennung vorliegt. Durch die Möglichkeit der Bastardierung von Formen mit Promycelkopulation mit sporidienbildenden Arten wie *Ustilago bromivora*, ließ sich das sicherstellen (Kniep 1926). Wenn nur Sporen von *Ustilago bromivora* von einem Geschlecht zugesetzt werden, so kopulieren stets nur 1 oder 2, niemals 3 oder 4 Zellen des Promycels, was bei Zusetzen der Sporidien beiderlei Geschlechts vorkommt. Damit ist zugleich die Möglichkeit der Identifizierung der beiden Geschlechter gegeben.

Für eine morphologische Verschiedenheit der Gameten oder eine Verschiedenheit im Verhalten derselben während der Kopulation haben die eingehenden Untersuchungen von Bauch (1925) an *Ustilago bromivora* keine Anhaltspunkte ergeben. Der Umstand, daß mehrfach der Inhalt einer Sporidie bei der Kopulation in die andere übergeht, oder daß nach der Kopulation aus einer der kopulierenden

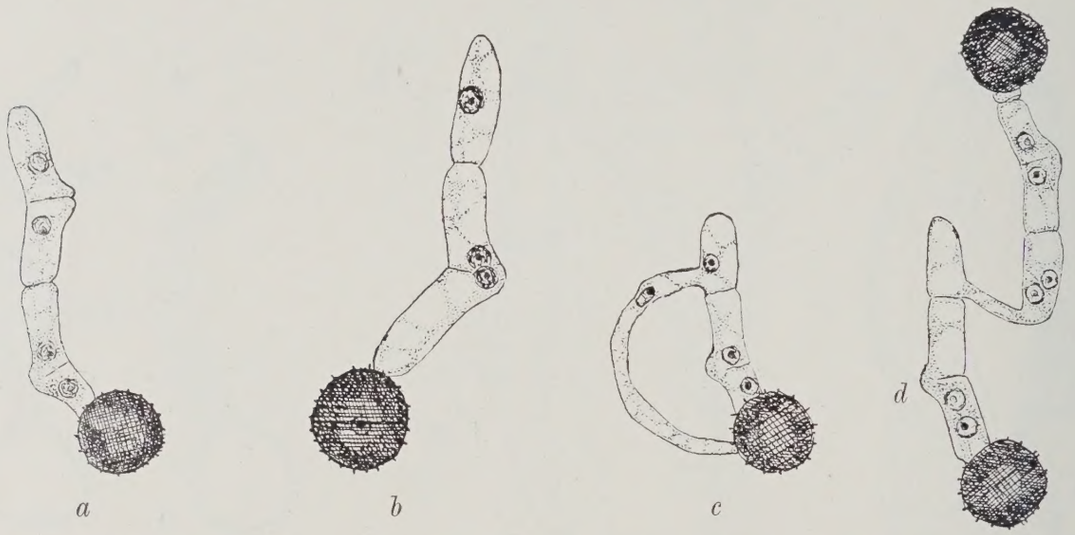



Abb. 47. *Ustilago nuda* (Brandpilz) Kopulation von Promycelzellen. *a* Promycel; die beiden basalen Zellen in offener Verbindung, die beiden apikalen im Begriff zu kopulieren. *b* Zwei Kerne in der Kopulationsbrücke der mittleren Zellen (der vierte Kern in der Brandspore). *c* Kopulation der beiden mittleren Zellen und Verbindung der Apikal- und Basalzelle (die in der Brandspore enthalten ist). *d* Kopulation der Apikalzellen zweier Promycelien. Vergr. 1000fach. Nach Rawitscher 1912.

Sporidien, nicht aus dem Kopulationskanal die Hyphe auswächst, ließ daran denken, daß hierin ein Geschlechtsunterschied nach Art der anisogamen Spirogyren zutage tritt. Die genaue Prüfung von Bauch zeigte aber, daß dies nicht der Fall ist.

Wenn nun auch primäre Geschlechtsunterschiede bisher nicht aufgezeigt werden konnten, so sind bei den Ustilagineen doch sekundäre Geschlechtsunterschiede vorhanden, wie Kniep und Bauch (1922) festgestellt haben. Dieselben geben sich vor allem in verschiedenem Wachstum auf verschiedenen Nährböden zu erkennen, worauf wir später in anderem Zusammenhang noch einmal zurückkommen werden (s. S. 75).

---

1) Neuerdings ist von Laibach 1927 und seinem Schüler Boss 1927 die Deutung der Verschmelzung von Sporidien und Promycelzellen der Ustilagineen als Befruchtungsakt in Zweifel gezogen worden. Doch vermögen die von diesen Autoren herangezogenen negativen und anomalen Befunde, sowie die von Laibach beobachteten anormalen Verschmelzungen vegetativer Zellen die cytologisch und experimentell gleich gut begründeten Auffassungen von Rawitscher, Kniep und Bauch nicht zu erschüttern.

Schließlich sind noch Arbeiten von Craigie (1927 a, b) zu erwähnen, in denen auch für Uredineen eine genotypische Geschlechtstrennung wahrscheinlich gemacht wird. Craigie machte Infektionsversuche mit isolierten Sporidien von *Puccinia helianthi* Wein. und erhielt dabei zunächst nur Spermogonien, bei längerer Kultur auch Aecidien, jedoch einkernige haploide (Parthenogenese). Kamen aber zwei Infektionspusteln miteinander in Berührung, so erhielt er in etwa 50 % der Fälle Aecidien mit zweikernigen Aecidiosporen. Dieses Versuchsresultat, vor allem auch das Zahlenverhältnis 1 : 1, spricht fraglos dafür, daß das Zweikernmycel, also die Kopulation nur eintrat, wenn Mycelien verschiedenen Ursprungs und verschiedenen Geschlechts zusammenkamen. Ähnliche Verhältnisse hat Craigie auch für *Puccinia graminis* gefunden. Eine haplogenotypische Geschlechtsbestimmung ist allerdings durch diese Angaben von Craigie noch nicht streng erwiesen (wie Kern 1928 hervorgehoben hat), aber immerhin wahrscheinlich. Weitere Versuche womöglich mit gleichzeitiger cytologischer Prüfung sind hier notwendig.

### $\gamma$) Hymenomyceten

Bei den Hymenomyceten haben Kniep (1918) und Bensaude (1918) unabhängig voneinander haplogenotypische Geschlechtsbestimmung nachgewiesen. Weitere Befunde dieser Art von Brunswick (1924, 1926), Mounce (1921, 1922),

| | | A ($\alpha$) | | | | | | | | a ($\gamma$) | | |
|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|
| | | 1 | 2 | 3 | 4 | 7 | 9 | 10 | 11 | 5 | 6 | 8 |
| A ($\alpha$) | 1 | − | − | − | − | − | − | − | − | + | + | + |
| | 2 | − | − | − | − | − | − | − | − | + | + | + |
| | 3 | − | − | − | − | − | − | − | − | + | + | + |
| | 4 | − | − | − | − | − | − | − | − | + | + | + |
| | 7 | − | − | − | − | − | − | − | − | + | + | + |
| | 9 | − | − | − | − | − | − | − | − | + | + | + |
| | 10 | − | − | − | − | − | − | − | − | + | + | + |
| | 11 | − | − | − | − | − | − | − | − | + | + | + |
| a ($\gamma$) | 5 | + | + | + | + | + | + | + | + | − | − | − |
| | 6 | + | + | + | + | + | + | + | + | − | − | − |
| | 8 | + | + | + | + | + | + | + | + | − | − | − |

Abb. 48. *Coprinus Friesii* Quél (Hymenomycet). Kombination von elf verschiedenen Einspormycelien. Spaltung nach dem bipolaren Typus nach Brunswik 1924.

Vandendries (1923 bis 1927), Hanna (1925) und anderen schlossen sich diesen bald an. Vor allen Dingen hat Kniep selbst durch eine Reihe planmäßig durchgeführter Untersuchungen die interessanten Geschlechtsverhältnisse dieser Pilzgruppe weitgehend geklärt. Die Verhältnisse liegen hier teilweise viel verwickelter wie bei allen übrigen Thallophyten, einmal dadurch, daß bei einem Teil derselben die Kopulation der genetisch verschiedenen Haplonten nicht von einem

einzigen mendelnden Genpaar abhängig ist, sondern von zwei Genpaaren, so daß vier sexuell verschiedene Haplonten bei der Reduktion entstehen. Dazu kommt als weitere Komplikation das Vorkommen zahlreicher, sexuell verschiedener geographischer Rassen, die auf multiple Allelomorphe der Geschlechtsgene zurückgeführt werden.

Für eine Anzahl von Arten, so für verschiedene *Coprinus*-Arten (*Coprinus Friesii, radians, velaris*) ist eine genotypische Haploheteröcie festgestellt ganz in der Weise, wie wir sie bei verschiedenen Algen und anderen Pilzen, spez. Mucorineen und Ustilagineen kennengelernt haben. Isolierte Basidiosporen eines Fruchtkörpers ergeben Mycelien, die nie kopulieren, keine Schnallen bilden. Kombiniert man eine Anzahl von solchen Mycelien, die von einem Fruchtkörper stammen, so ergibt die eine Hälfte der Kombinationen diploides Schnallenmycel,

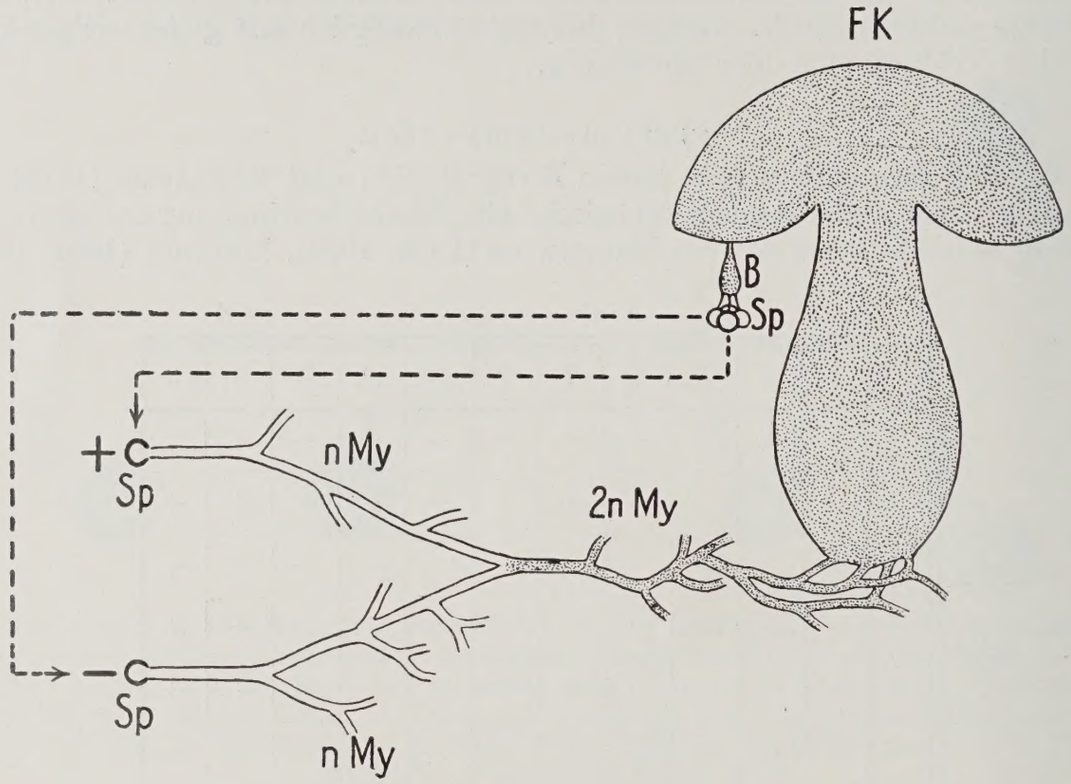



Abb. 49. Schema des Entwicklungszyklus (Generationswechsel) eines Basidiomyceten. Haplophase einfach konturiert, Diplo- (Zweikern-)Phase punktiert. *Sp* = Spore. *nMy* = haploides Mycel. *2nMy* = diploides (Zweikern-) Mycel. *FK* = Fruchtkörper. *B* = Basidie. Nach Bělař 1928.

die andere Hälfte dagegen nicht, wie aus beistehender Tabelle (Abb. 48) nach einem Versuch von Brunswik (1924a) ersichtlich. Es gibt also auch hier zwei sexuell verschiedene Arten von Stämmen (+- und —-Stämme); nur die Kombination eines +- und —-Stammes führt zur Kopulation. Die in den Abb. 49 und 50 wiedergegebenen Schemata orientieren über den Entwicklungsverlauf der getrenntgeschlechtlichen Hymenomyceten. Die zwei Sorten von Mycelien können hier ebensogut als +- und —-Geschlechter bezeichnet werden, wenn auch bisher keinerlei Möglichkeit vorliegt, die so unterschiedenen Geschlechter mit männlich und weiblich zu identifizieren. Doch ist es sicher, daß die Geschlechtstrennung durch die Reduktion bewirkt wird, und zwar durch ein einfach mendelndes Genpaar. Kniep bezeichnet dasselbe als Aa und sieht es als kopulationsbedingendes Faktorenpaar an, nicht als eigentliche Geschlechtsrealisatoren, während Brunswick dieselben nach Analogie mit den Sterilitätsfaktoren der Blütenpflanzen

als Sterilitätsfaktoren betrachtet. Wir werden uns mit diesen beiden Auffassungen späterhin noch eingehend auseinandersetzen. Bei der sonstigen Übereinstimmung mit der Sexualität der Mucorineen können wir aber auch die von CORRENS (1927) vorgeschlagene, allgemein anwendbare Bezeichnung $\alpha$ für den männlichen Realisator und $\gamma$ für den weiblichen Realisator (s. unten S. 61 u. 63) in Anwendung bringen, wenn auch die Identifizierung der beiden Geschlechtsformen mit männlichem und weiblichem Geschlecht vorderhand offen bleiben muß[1]). Die Kopu-

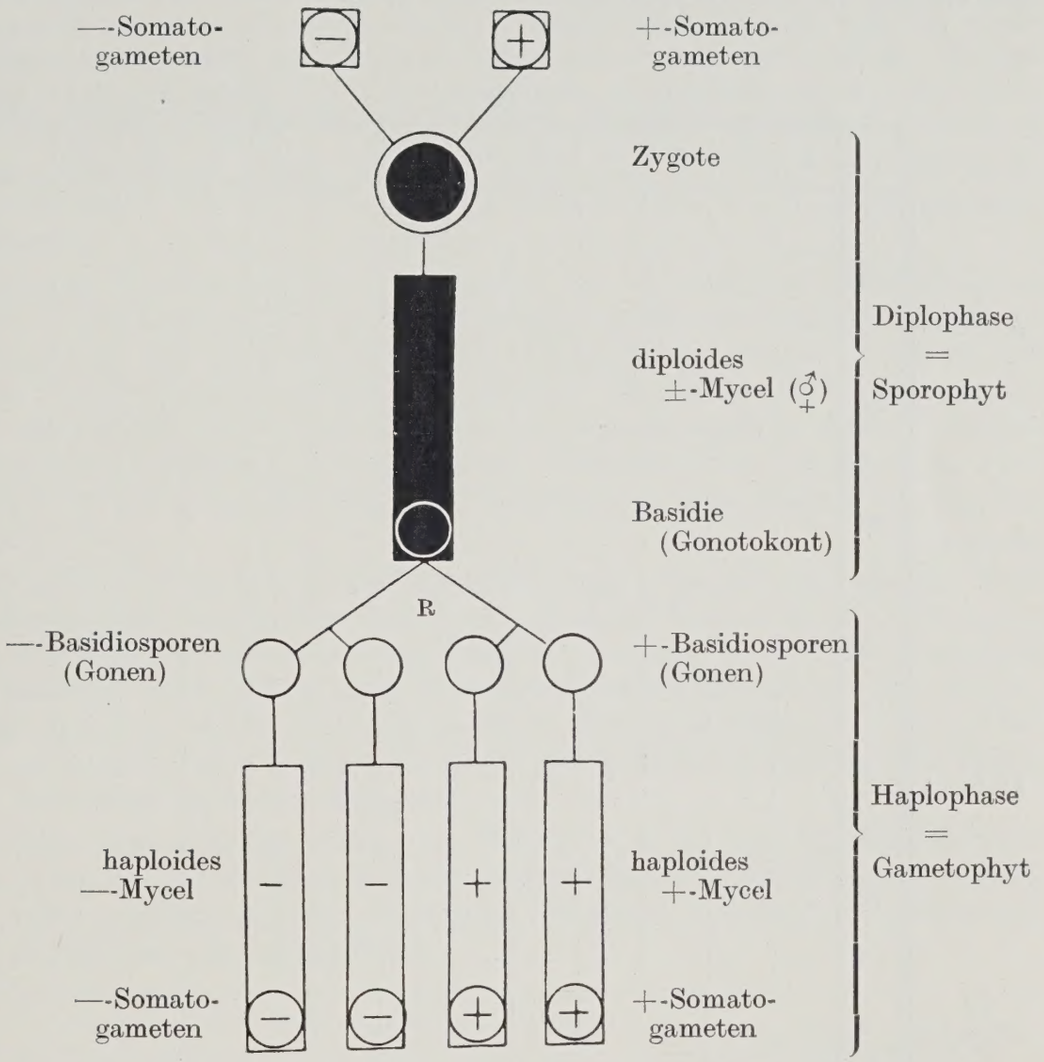



Abb. 50. Schematische Darstellung des Kernphasen- und Generationswechsels eines getrenntgeschlechtlichen Basidiomyceten. In dem Schema bedeutet schwarz ausgefüllt die diploide Phase, weiß die haploide Phase. Einzelne Zellen sind als Kreise, als richtige Generationen oder Individuen auftretende Entwicklungsstadien durch langgestreckte Rechtecke gekennzeichnet.

lation der Hymenomycetenarten, die ein einfach mendelndes Genpaar besitzen, kann man auch Kopulation nach dem Zweierschema oder bipolaren Typus nennen, im Gegensatz zur Kopulation nach dem Viererschema (tetrapolarer Typus), die sich bei anderen Arten findet.

1) In der Tabelle der Abb. 46 sowie in allen folgenden, die sich auf die Sexualverhältnisse der Hymenomyceten beziehen, ist überall neben den KNIEPschen Beziehungen für die hier wirkenden Gene Aa, Bb, die im Anschluß an CORRENS gebrauchten Bezeichnungen $a\gamma$, $a_1\gamma_1$ für Geschlechtsrealisation beigefügt. Daß diese Bezeichnungen allgemein auch bei den Hymemoyceten anwendbar sind, wird jedoch erst später S. 64 näher begründet.

Es gibt nämlich noch eine zweite Art der haplogenotypischen Geschlechtsbestimmung bei diesen Pilzen, bei der nicht ein Paar, sondern zwei Paare von mendelnden Genen beteiligt sind (Kniep, Brunswick, Mounce, Vandendries, Hanna u. a.).

Hier werden durch die Reduktion bei der Basidiosporenbildung (s. Bd. I A) nicht 2, sondern 4 verschiedene Sorten geschlechtsverschiedener Einspormycelien gebildet. Wie aus der Tabelle (Abb. 51) hervorgeht, kopuliert Gruppe I nur mit Gruppe II und Gruppe III nur mit Gruppe IV, nicht dagegen I mit III

| | | I AB ($a\gamma$) | | | | II ab ($a_1\gamma_1$) | | | III Ab ($a\gamma_1$). | | | | | IV aB ($a_1\gamma$) | | |
|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|
| | | 1 | 2 | 4 | 11 | 3 | 10 | 13 | 5 | 6 | 8 | 12 | 15 | 7 | 9 | 14 |
| I AB ($a\gamma$) | 1 | − | − | − | − | + | + | + | − | − | − | − | − | − | − | − |
| | 2 | − | − | − | − | + | + | + | − | − | − | − | − | − | − | − |
| | 4 | − | − | − | − | + | + | + | − | − | − | − | − | − | − | − |
| | 11 | − | − | − | − | + | + | + | − | − | − | − | − | − | − | − |
| II ab ($a_1\gamma_1$) | 3 | + | + | + | + | − | − | − | − | − | − | − | − | − | − | − |
| | 10 | + | + | + | + | − | − | − | − | − | − | − | − | − | − | − |
| | 13 | + | + | + | + | − | − | − | − | − | − | − | − | − | − | − |
| III Ab ($a\gamma_1$) | 5 | − | − | − | − | − | − | − | − | − | − | − | − | + | + | + |
| | 6 | − | − | − | − | − | − | − | − | − | − | − | − | + | + | + |
| | 8 | − | − | − | − | − | − | − | − | − | − | − | − | + | + | + |
| | 12 | − | − | − | − | − | − | − | − | − | − | − | − | + | + | + |
| | 15 | − | − | − | − | − | − | − | − | − | − | − | − | + | + | + |
| IV aB ($a_1\gamma$) | 7 | − | − | − | − | − | − | − | + | + | + | + | + | − | − | − |
| | 9 | − | − | − | − | − | − | − | + | + | + | + | + | − | − | − |
| | 14 | − | − | − | − | − | − | − | + | + | + | + | + | − | − | − |

Abb. 51. *Aleurodiscus polygonius* (Hymenomycet). Reaktion von 15 Haplonten eines Hymeniums. Tetrapola rer Typus. Nach Kniep 1928.

und II mit IV, und zwar treten die 4 verschiedenen Gruppen im Verhältnis von 1 : 1 : 1 : 1 auf (z. B. 50 : 54 : 52 : 54). Morphologische Unterschiede, die diesen 4 sexuell verschiedenen Sorten parallel gehen, konnten bisher nicht aufgefunden werden. Hier liegt also eine dihybride Spaltung vor, die Geschlechtstrennung wird durch 2 in verschiedenen Chromosomen lokalisierte Genpaare bewirkt. Die zuerst von Kniep formulierte, allgemein angenommene Grundvoraussetzung ist die, daß diese Genpaare nie homozygot sich vereinigen können. Wenn wir also mit Kniep die vier Mycelsorten mit AB, ab, Ab, aB bezeichnen, kann AB nur mit ab kopulieren (nicht mit Ab, aB) und Ab nur mit aB, und der Fruchtkörper, von dem die vier Mycelien stammen, kann nur diploide Basidienkerne von der

Beschaffenheit Aa Bb gehabt haben. Daß diese Voraussetzungen richtig sind, ergaben synthetisch durch bestimmte Kombination zweier haploider Mycelien hergestellte Fruchtkörper. Dabei lieferten sowohl die Kombinationen von AB mit ab, wie die von Ab mit aB die gleichen vier Typen von Einspormycelien (AB, ab, Ab und aB) (Kniep, Mounce, Brunswick, Hanna).

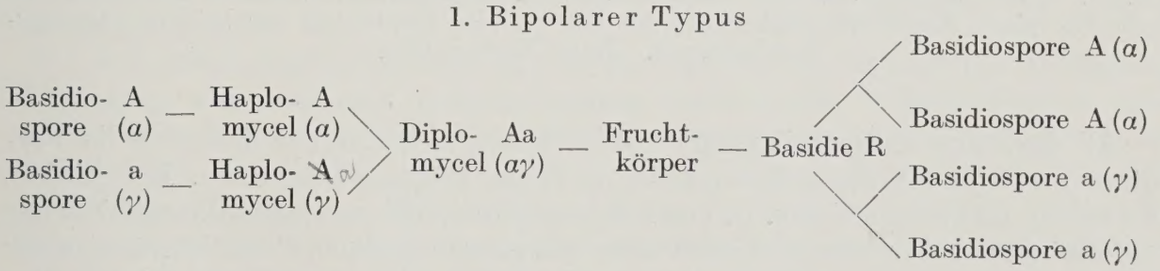
Durch Tetradenanalyse der vier Gonosporen einer Basidie von *Aleurodiscus* konnte zudem Kniep den unmittelbaren Beweis für die angenommene Faktorenspaltung in der Basidie erbringen. Bei den ersten Versuchen von Kniep (1922) zeigten isolierte Gonosporen einer Tetrade immer paarweise die gleiche genotypische Konstitution, und zwar entweder AB und ab oder Ab und aB. Er hat hieraus zunächst mit Recht den Schluß gezogen, daß die Trennung der Gene in der 1. Reifeteilung erfolge. Weitere Untersuchungen von Funke (1924) an *Hypholoma*, Brunswick (1926), Hanna (1925) und D. E. Newton (1926) an *Coprinus fimentarius* ergaben aber, daß aus einer Basidie alle 4 Genotypen aufspalten können.

Funke und Hanna suchten dies dadurch zu erklären, daß die Reduktion erst beim 2. Teilungsschritt erfolge. Die Ansicht von Brunswick scheint darauf hinauszukommen, daß in derselben Zelle die Reduktion sowohl im ersten wie im zweiten Teilungsschritt erfolgen kann (bei verschiedenen Chromosomentetraden), soweit das aus seiner sehr kurz gehaltenen und in diesem Punkte überdies unklaren Schilderung erkennbar ist. Newton kommt dagegen zur Vorstellung, daß in 50 % der Basidien die Reduktion anders verläuft als in den andern 50 %.

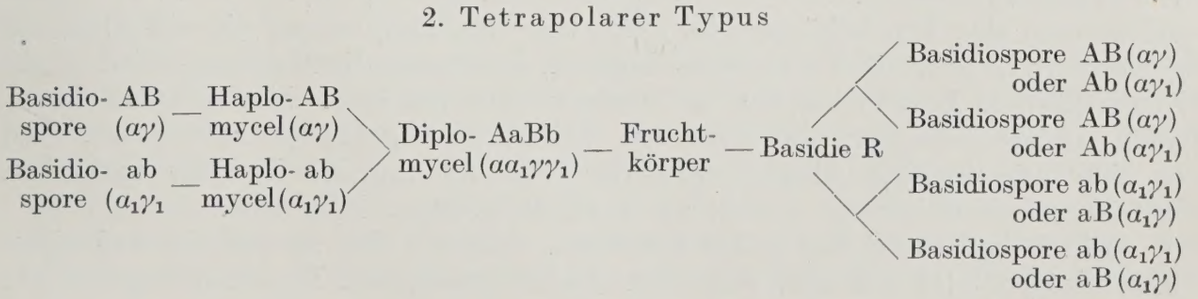
Kniep (1928) hat nach neueren Untersuchungen gefunden, daß das Resultat der Tetradenanalyse verschieden sein kann, je nach Herkunft und Jahreszeit der Pilze, was den Gedanken nahelegt, daß die Ansicht von Newton insofern zu Recht bestehen kann, daß je nach besonderen Außenbedingungen die Reduktion einmal in der 1., ein anderes Mal in der 2. Teilung stattfindet. Diese Vermutung von Kniep hat sehr viel für sich; doch können nur weitere Untersuchungen endgültig Aufschluß darüber erbringen.

Die beiden folgenden Schemata nach Kniep bringen nochmals übersichtlich die beiden Arten der genotypischen Geschlechtsbestimmung der Hymenomyceten sowie die dabei mögliche Art der Verteilung der Gene (Geschlechtsrealisatoren) durch die Reduktion zur Darstellung.

1. Bipolarer Typus




2. Tetrapolarer Typus



Abgesehen von der auffallenden Erscheinung, daß die Geschlechtsfaktoren hier bei einem Teil der Hymenomyceten nicht wie sonst allgemein bei haplogenotypischer Geschlechtsbestimmung haploheteröcischer Organismen in einem einzigen Faktorenpaar (♀ und ♂ Bestimmer) bestehen, sondern daß hier zwei, in verschiedenen Chromosomen lokalisierte Genpaare beteiligt sind (Aa, Bb oder AB, ab), treffen wir, wie es scheint, ganz allgemein (wenn auch in verschieden ausgeprägtem Grade) bei diesen Pilzen (den monohybriden wie dihybriden) eine weitere, höchst auffallende Erscheinung, die Kniep zuerst für *Schizophyllum* nachwies, und die dann auch von Brunswick, Vandendries bei anderen Formen aufgefunden wurde, nämlich die sexuelle Verschiedenheit verschiedener geographischer Rassen derselben Art, die selbst bei Formen derselben Art sich finden, deren Fundorte ganz nahe beieinander liegen.

| | AB ($a\gamma$) | $AB_1$ ($a\gamma_2$) | $A_1B$ ($a_2\gamma$) | $A_1B_1$ ($a_2\gamma_2$) |
|---|---|---|---|---|
| | 1 | 2 | 3 | 4 |
| AB ($a\gamma$) | − | − | − | + |
| ab ($a_1\gamma_1$) | + | + | + | + |
| Ab ($a\gamma_1$) | − | − | + | + |
| aB ($a_1\gamma$) | − | + | − | + |
| $A_1B_1$ ($a_2\gamma_2$) | + | − | − | − |
| $a_1b_1$ ($a_3\gamma_3$) | + | + | + | + |
| $A_1b_1$ ($a_2\gamma_3$) | + | + | − | − |
| $a_1B_1$ ($a_3\gamma_2$) | + | − | + | − |

Abb. 52. *Schizophyllum commune* (Hymenomycet). Ergebnis der Rückkreuzung der vier Haplonten eines Bastardsfruchtkörpers mit den je vier Haplonten der beiden Ausgangsfruchtkörper. Nach Kniep 1928.

All das, was bisher mitgeteilt wurde, bezog sich nur auf das sexuelle Verhalten von Haplomycelien, die von einem Fruchtkörper abstammen. Kombiniert man jedoch Haplomycelien z. B. von *Schizophyllum*, die von Sporen verschiedener Fruchtkörper abstammen, so findet man fast immer positive Reaktion sämtlicher vier Haplomycelsorten des Fruchtkörpers I (AB, ab, Ab, aB) mit den vier Haplomycelarten des Fruchtkörpers II. Da aber Haplomycelien, die ein Genpaar gemeinsam haben, nicht kopulieren können, so müssen die Haplomycelien dieses Fruchtkörpers II dementsprechend andere Gene besitzen. Mit Kniep nehmen auch andere Forscher, die derartige Verhältnisse gefunden haben, an, daß es sich um multiple Allelomorphe der Gene Aa und Bb handelt und man bezeichnet sie daher am besten als $A_1a_1$, $B_1b_1$, $A_2a_2$, $B_2b_2$ usw.

Ein Beispiel mag das näher erläutern. Die aus den Sporen eines einzigen Fruchtkörpers (I) mit den Foktoren Aa Bb gezogenen Mycelien ergeben bei

wahlloser Kombination natürlich das normale Viererschema. Ein Fruchtkörper II von einem anderen Fundort, dem jedoch die genetische Beschaffenheit $A_i$, $a_1$, $B_1$, $b_1$ zukäme, reagiert bei „Kombination in sich" ebenfalls nach dem Viererschema. Kombiniert man aber die vier Haplonten der zwei verschiedenen Fruchtkörper untereinander, so reagiert jeder Haplont von I mit jedem Haplonten von II und wir erhalten dann Bastarddiplonten von der Form AB $A_1B_1$, ab $A_1B_1$, Ab $a_1b_1$ usw. (76 verschiedene). Die Formeln der vier aus einem solchen Bastardfruchtkörper aufspaltenden $F_1$-Haplonten lassen sich durch Rückkreuzungen mit den Haplonten der Ausgangsfruchtkörper leicht feststellen. Die beigefügte Tabelle (Abb. 52) zeigt von einem solchen Fall das Resultat der Rückkreuzung der vier Haplontengruppen des Bastardes mit den vier Haplontengruppen der Elternfruchtkörper. Das Resultat steht wie ersichtlich mit der Kniepschen Erklärung durch die Annahme multipler Allelomorphe in bestem Einklang.

Ein zweites Beispiel zeigt die verschiedene sexuelle Beschaffenheit zweier geographisch verschiedener Formen von dem dem Zweierschema folgenden *Coprinus comatus* nach Brunswick (1924a). Von zwei Fruchtkörpern, die

| | | I | | II | |
|---|---|---|---|---|---|
| | | A ($\alpha$) | a ($\gamma$) | $A_1$ ($\alpha_1$) | a ($\gamma$) |
| I | A ($\alpha$) | — | + | + | + |
| | a ($\gamma$) | + | — | + | — |
| II | $A_1$ ($\alpha_1$) | + | + | — | + |
| | a ($\gamma$) | + | — | + | — |

Abb. 53. *Coprinus comatus* (Hymenomycet). Reaktion zweier Haplontenpaare von Fruchtkörpern verschiedener Fundorte, denen ein Faktor *a* gemeinsam ist. Nach Brunswik 1924 *a* aus Kniep 1928.

in 60 km Entfernung voneinander gewachsen waren, reagierte je eine Haplontengruppe miteinander negativ, hat also denselben Faktor a ($=\gamma$), während die beiden anderen Haplonten kopulierten, sich also in ihrem A ($=\alpha$)-Faktor unterscheiden, so daß die Formeln der beiden Fruchtkörper etwa Aa ($\alpha\gamma$) und $A_1$a ($\alpha_1\gamma$) gewesen sind (Abb. 53).

Bei *Schizophyllum* ist nach Kniep die Zahl der durch multiple Allelomorphe bedingten verschiedenen geographischen Rassen eine außerordentlich große. Unter von 15 *Schizophyllum*-Fruchtkörpern verschiedener Herkunft gewonnenen Einspormycelien ist ihm nur ein Haplont vorgekommen, der mit einem Haplonten von einem Stamm aus fremden Fruchtkörpern nicht kopulierte. Bei anderen Hymenomyceten scheint dagegen die Zahl der Varietäten beschränkter zu sein. (so nach Brunswick (1924a) bei *Coprinus comatus* und nach Vandendries (1927) bei *Coprinus micaceus* und *Colybia cirrhata)*.

Bei *Coprinus micaceus* fand Vandendries (1927 a und b), daß sowohl zwischen Haplonten von fundortnahen Fruchtkörpern, wie von solchen, die von weit auseinanderliegenden Gegenden resp. Ländern (z. B. Holland, Berlin, Japan, Canada) stammen, völlige Sterilität bestand, während Mycelien von mäßig fernen Fundorten miteinander kopulieren. Diese Resultate sprechen durchaus nicht, wie der Verfasser meint, gegen die Kniepsche Deutung, daß bei Fruchtkörpern verschiedener Herkunft die Kopulation infolge multipler

Allelomorphe bedingt sei; denn die völlige Sterilität fundortnaher Mycelien kann nach KNIEP (1928) auf Gleichheit resp. zu geringer Differenz der Faktoren beruhen, während die Sterilität geographischer Formen von weit entferntem Fundort nach KNIEP auf einer ganz anderen Ursache, nämlich auf zu großer Verschiedenheit beruhen mag. Letzteres stimmt auch mit der Tatsache sehr gut überein, daß bei den Hymenomyceten bisher noch keine Artbastarde erzielt werden konnten.

Sowohl bei Hymenomyceten vom Zweierschema (unifaktoriell) wie bei solchen vom Viererschema (bifaktoriell) haben nun KNIEP, VANDENDRIES (1924, 1927), HANNA (1925), NEWTON (1926) sowohl bei der Analyse von Fruchtkörpern aus der freien Natur wie an länger gezüchteten Haplonten nicht so selten gefunden, daß Änderungen an einem oder zwei Faktoren eingetreten waren, so daß in den Kombinationen mehr Kopulationen auftraten als zu erwarten waren. Bei dem dem Viererschema folgenden *Schizophyllum* waren es meist Änderungen am A- resp. a-Faktor, seltener am B- resp. b-Faktor. So ergab in einem Falle ein Haplont außer den normal zu erwartenden Kopulationen außerdem mit allen Haplonten von der Formel AB und aB Fruchtkörper. Diese Mutation kann daher weder den Faktor A noch a besitzen, die in $A_1$ oder $a_1$ mutiert sein müssen. Diese Mutationen werden in der Regel erblich streng festgehalten, wie eingehende Erbanalysen von KNIEP gezeigt haben. Doch finden auch nicht so selten wieder Rückmutationen statt. Das verhältnismäßig häufige Auftreten von solchen Mutationen macht die Häufigkeit der geographischen Rassen verständlich.

Manche Erfahrungen sprechen dafür, daß die Mutationen in der Basidie, also vermutlich im Zusammenhang mit der Reduktion, entstehen. Doch sind auch reichlich Fälle bekannt, wo die Mutation im vegetativen Haplomycel aufgetreten ist. Wenn letzteres bei Haplomycelien vom Zweierschema (unifaktoriell) erfolgt, also eine Mutation an einem oder einigen Kernen eintritt, dann geht der bisher getrennt geschlechtliche Haplont natürlich zur Diplophase über, er wird gemischtgeschlechtlich. Das fanden VANDENDRIES (1924) bei *Coprinus radians*, NEWTON (1926) bei dem gleichfalls bipolaren *Coprinus rostrupianus*. VADENDRIES nennt einen solchen Pilz hetero-homothallisch, da durch die häufige Mutation die Grenze zwischen Haploheterözie (Diözie) und Haplosynözie (Monözie) ja ganz verwischt ist. Falls diese Mutationen jedoch auch hier erblich festgehalten werden, was noch nicht genügend geprüft ist, dann dürfte es sich doch empfehlen, eine derartige Ausdrucksweise zu vermeiden. Bei Pilzen vom Viererschema wie *Schizophyllum*, müssen natürlich falls solche Mutationen auftreten und zu Gemischtgeschlechtlichkeit führen, beide Faktoren in einer Zelle oder einer Anzahl Zellen mutiert sein. Wenn dagegen nur einer mutiert, dann kann sich das erst bei der Analyse der Nachkommenschaft herausstellen. Den Fall, daß beide Faktoren in einem vegetativen Haplomycel mutierten und somit der Haplont in die Diplophase übergeht (Schnallen bildet), hat KNIEP bei seinen zahlreichen *Schizophyllum*-Kulturen nur wenige Male beobachtet. Dagegen hat VANDENDRIES (1927) bei dem gleichfalls tetrapolaren *Coprinus micaceus* einen ähnlichen häufigen Übergang dieser getrenntgeschlechtlichen Haplonten in die Diplophase festgestellt wie bei dem unifaktoriellen *Coprinus radians*. Da eine genaue Erbanalyse der Nachkommenschaft dieser Fälle noch nicht vorliegt, so läßt sich nicht sagen, ob es sich hier tatsächlich um besonders häufige Mutationen handelt, oder ob nicht dieser Übergang zur Gemischtgeschlechtlichkeit ganz anders bedingt ist, etwa phänotypisch durch Modifikationen, die dann das Übergewicht über die Realisatoren in diesen Fällen erlangen würden. Etwas derartiges stünde mit der normalerweise genotypischen Geschlechtsbestimmung durchaus nicht

im Widerspruch, da solche Erscheinungen, ja auch sonst bei diplogenotypischer Geschlechtsbestimmung bekannt sind.

### c) Diplonten

Selbst bei reinen Diplonten, bei denen nur die Gameten haploid sind, kann es haplogenotypische Geschlechtsbestimmung geben. Derartige Fälle sind sowohl bei Diatomeen wie bei Pilzen (Basidiomyceten) neuerdings bekannt geworden.

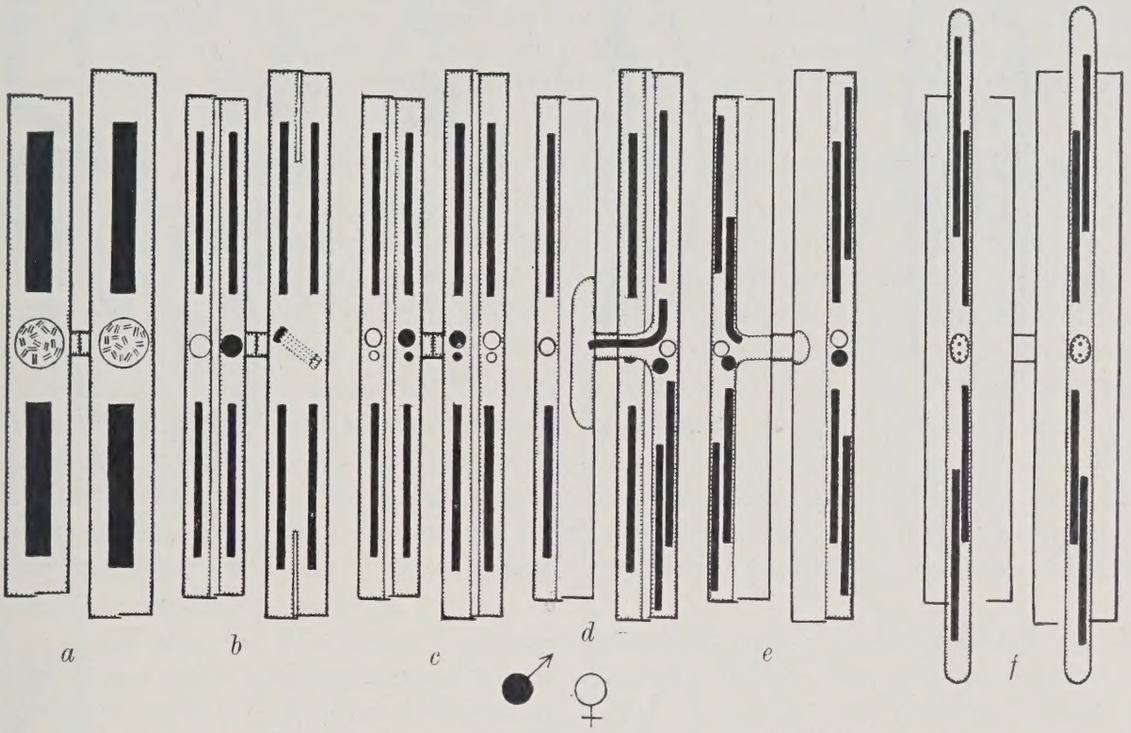



Abb. 54. *Nitzschia subtilis* (Diatomee). Schematische Darstellung der Kopulation. Die beiden Mutterzellen, die sich in Wirklichkeit mit den Gürtelseiten berühren und daher — wenn sie nebeneinander sichtbar sind — dem Beschauer die Schalenseite zeigen, wurden auseinandergelegt (jede um 90° gedreht) gezeichnet, damit die in der Gürtelansicht nebeneinanderliegenden Gameten dargestellt werden konnten. *a* Diakinese der Kerne. *b* Erste Reifeteilung (rechts die Telophase, links die interkinetischen Kerne). *c* Nach der zweiten Reifeteilung (pyknotische Kerne). *d* Der Wandergamet der linken Zelle verschmilzt mit dem Ruhegameten der rechten Zelle (infolge der falsch gezeichneten Orientierung der Mutterzelle fließt der Wandergamet scheinbar über den zweiten Gameten der rechten Zelle hinüber). *e* Der Wandergamet der rechten Zelle verschmilzt mit dem Ruhegameten der linken Zelle. *f* Die Auxosporen nach der Kernverschmelzung. Punktiert sind die gemischtgeschlechtlichen, schwarz die männlichen, weiß die weiblichen Kerne gezeichnet. Die Zahl der Chromosomen in *a* und *b* ist willkürlich angenommen. Nach Geitler 1928.

#### α) Algen

Bei der Diatomee *Nitzschia subtilis* ist dies nach neuen Untersuchungen von Geitler (1928) der Fall. Zwei diploide Mutterzellen (offenbar ♂♀ Gamonten) legen sich aneinander und bilden je zwei Gameten und zwar jede eine weibliche und eine männliche. Gleichzeitig spielen sich die beiden Reifeteilungen ab; die erste ist die Reduktionsteilung, die zweite eine Aequationsteilung. Nach der ersten erfolgt die Zellteilung (Gametenbildung) und in jedem Gameten vollzieht sich dann die zweite Reifeteilung, die aber nur einen funktionsfähigen Kern liefert, während der andere zugrunde geht (Abb. 54a—c). Die Kopulation findet in zwei Etappen statt, indem zuerst ein Gamet der einen Mutterzelle durch den Kopulationskanal zu einem am Ort liegenbleibenden Gameten der andern Mutterzelle übertritt und mit ihm verschmilzt, und dann der zweite Gamet

Abb. 55.

Abb. 55. *Cymbella lanceolata* (Diatomee). Überblick über den Verlauf der pädogamen Befruchtung. Die Gamonten sind Tochterzellen eines Individuums; der Kern jedes Gamonten macht zwei Reifungsteilungen durch, die zwei Gameten- und zwei Richtungskerne liefern; nach der zweiten Reifungsteilung teilt sich jeder Gamont in zwei sexuell unterschiedene Gameten. Haplogenotypische Geschlechtsbestimmung. *a* Die beiden Gamonten in ihrer gemeinsamen Gallerthülle liegend; Kerne im Diplotänstadium der Konjugationsphase. *b* Interkinese (links, die beiden Kerne sind durch die erste Reifungsteilung entstanden) und zweite Reifungsteilung (rechts). *c* Jeder Gamont teilt sich in zwei Gameten; links ist die Teilung schon beendet. Die Richtungskörper (Tochterkerne der zweiten Reifungsteilung) sind in drei Gameten sichtbar (schwarz). *d* Ein ♂ Gamet (links unten) sucht seinen ♀ Partner auf. *e* Der ursprünglich links unten gelegene Gamet ist mit dem rechts unten liegenden verschmolzen. *f* Junge noch zweikernige Zygoten. *g* Ältere Zygote (Auxospore) nach der Kernverschmelzung. Chromatophoren grau, verzweigt oder bandförmig. Leicht schematisch. Nach Geitler 1927.

dieser Zelle zu dem in Ruhe bleibenden Gameten der ersten Zelle in umgekehrter Richtung wandert und mit ihm verschmilzt (Abb. 54d—f). Somit läßt jede Mutterzelle einen männlichen Wandergameten und einen weiblichen Ruhegameten unterscheiden und die erste Reifeteilung bewirkt zugleich die Trennung der beiden Geschlechter. Die naheliegendste Deutung dieses Falles ist die, daß hier haplogenotypische Geschlechtsbestimmung vorliegt, wobei aber noch die Annahme gemacht werden muß, daß die ♂ und ♀ Gameten eines Gamonten nicht miteinander kopulieren können, somit selbststeril sind. Die Annahme, daß während der Reduktionsteilung zugleich in phänotypischer Weise in diesem Falle eine Geschlechtsbestimmung stattfinden würde, läßt sich allerdings nicht streng widerlegen, ist aber weniger wahrscheinlich. Eine sichere Entscheidung ließe sich nur treffen, wenn die parthenogenetische Aufzucht einzelner Gameten gelänge.

Auch für die Diatomee *Cymbella lanceolata* trifft wahrscheinlich derselbe Modus der Geschlechtsbestimmung zu (Geitler 1927). Die Gamonten sind hier häufig Tochterzellen eines Individuums und an Größe verschieden. Doch hat diese Größenverschiedenheit der Gamonten nach Geitler nichts mit Geschlechtsunterschieden zu tun, wie frühere Beobachter ähnlicher Fälle (Karsten) angenommen haben. Denn die Gamonten sind auch hier ♂♀ und die Geschlechtstrennung erfolgt erst im Gefolge der Reduktionsteilung haplogenotypisch (Abb. 55)[1]. Wie ersichtlich, erinnern die Verhältnisse in mancher Beziehung an die Sexualverhältnisse der oben geschilderten isogamen Ciliaten, nur mit dem Unterschied, daß die Geschlechtstrennung bei diesen Diatomeen sich gleichzeitig mit, also wohl durch die Reduktionsteilung vollzieht, während sie bei den Ciliaten mit einer nachfolgenden somatischen Kernteilung (3. Mikronucleusteilung) erfolgt.

### β) Pilze

Bei Pilzen, und zwar bei Ustilagineen, sind ähnliche Fälle schon länger bekannt. Wir haben oben schon gesehen, daß nach Rawitscher (1912) bei *Ustilago nuda* je zwei Zellen des vierzelligen Promycels miteinander kopulieren können (s. Abb. 47, S. 48). Hier ist durch Bastardierung mit andern *Ustilago*-Arten die genotypische Geschlechtsbestimmung sicher bewiesen (s. oben S. 48). Ferner sei noch auf die Befruchtung von *Urocystis Anemones* hingewiesen, für die Kniep (1921) das gleiche beschrieben hat. Hier bilden sich bei der Keimung der Brandspore im Gefolge der Reduktionsteilung vier mit der Spore im Zusammenhang bleibende Sporidien, die paarweise kopulieren. Dieser Pilz ist somit rein diploid;

1) Einen dritten derartigen Fall hat v. Cholnoky (1928) soeben für *Anomoeoneis sculpta* beschrieben. Hier ist aber die 2. Reifeteilung die Reduktionsteilung. Bemerkenswert ist, daß die zwei Gamonten (Gametenmutterzellen) Geschwisterzellen sein können. Trotzdem ist aber genotypische Geschlechtsbestimmung möglich.

die als Gameten funktionierenden Sporidien sind die einzigen haploiden Stadien, und die sexuelle Differenzierung kommt offenbar durch die unmittelbar vorausgehende Reduktionsteilung zustande (Abb. 56).

#### d) Zusammenfassung und Allgemeines über haplo-genotypische Geschlechtsbestimmung

Wenn wir die Erscheinungen der haplo-genotypischen Geschlechtsbestimmung (zunächst mit Ausnahme der der Hymenomyceten) zusammenfassend überblicken, dann ergibt sich ein einheitliches Bild, das für Algen, Protisten und Pilze (mit Ausnahme der tetrapolaren Hymenomyceten) und, wie wir zufügen

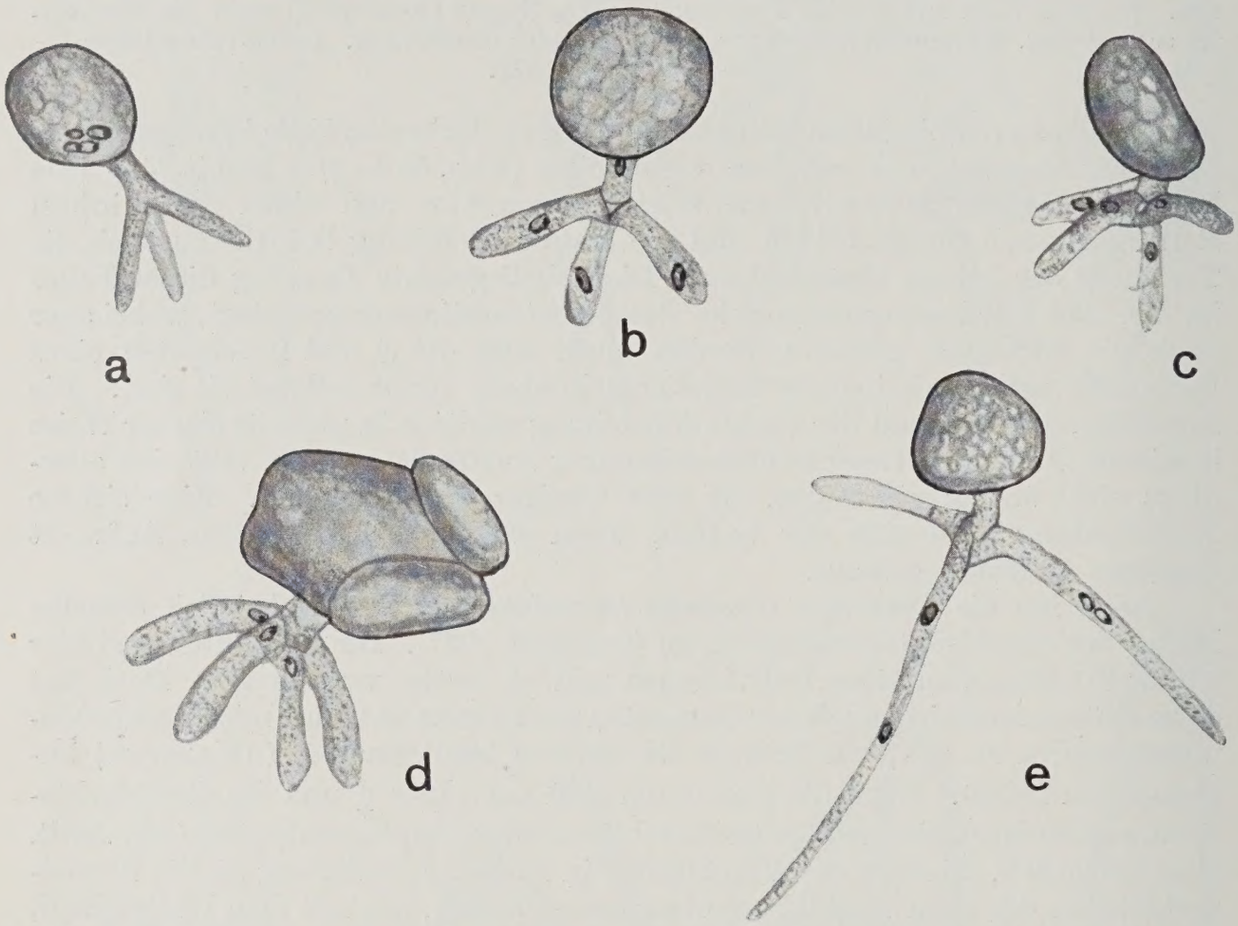



Abb. 56. *Urocystis Anemones* (Brandpilz). Paarweise autogame Kopulation haplogenotypisch sexuell differenzierter Sporidien (Gameten). *a* Keimende Brandspore. Der diploide Kern hat sich in zwei Teilungsschritten geteilt, die vier Kerne liegen noch in der Spore. *b* An der Basis zweier Sporidien wachsen zwei Schnäbel aufeinander zu. *c* Keimling mit vier Sporidien, deren jedes einen Kern enthält; zwei davon haben kopuliert. *d* Beide Sporidienpaare haben kopuliert; Kerne in der Nähe der Kopulationsbrücken. *e* Älterer Keimling mit drei Sporidien, die zum Teil verlängert sind. Die Kerne sind übergewandert, so daß in je zwei der ursprünglichen, jetzt stark verlängerten Sporidien ein Kernpaar enthalten ist. Vergr. *a*—*c* ca. 850fach, *d* 1260fach. Nach Kniep 1921.

können, getrenntgeschlechtliche Moose in gleicher Weise zutrifft. Die diploide Phase hat zwittrige Tendenz, und beim Übergang von der Diplo- zur Haplophase erfolgt durch die Reduktion eines in einem Chromosomenpaar gelegenen Genpaares (monohybrid) die Verteilung und Bestimmung der Geschlechter. Die haploide Phase hat eine ♂ oder ♀ Tendenz. Bei Haplonten ist nur die Zygote ⚥, und sämtliche Zellen und Generationen sind haploid und getrenntgeschlechtlich, bei Diplohaplonten ist die diploide Generation zwittrig, die haploide Generation getrenntgeschlechtlich, und bei Diplonten sind alle Zellen ⚥, nur die Gameten getrenntgeschlechtlich. In der Abb. 57 sind die drei

Möglichkeiten der haplogenotypischen Geschlechtsbestimmung schematisch dargestellt.

Wir dürfen mit CORRENS wohl annehmen, daß durch diese Gene nicht die Potenzen für ♂ und ♀ verteilt werden, und daß auch in den getrenntgeschlechtlichen Haplophasen die Potenzen für beide Geschlechter vorhanden sind (nähere Begründung erfolgt später im III. Teil S. 82 u. f.). Was verteilt wird, sind Geschlechtsbestimmer oder Geschlechtsdifferentiatoren (CORRENS 1907, 1913) jetzt meist mit F. VON WETTSTEIN (1924) Geschlechtsrealisatoren genannt. Sie bewirken, daß von den beiden Sexualpotenzen in der getrenntgeschlechtlichen Haplophase nur die eine zur Entfaltung kommen kann. Ob dies

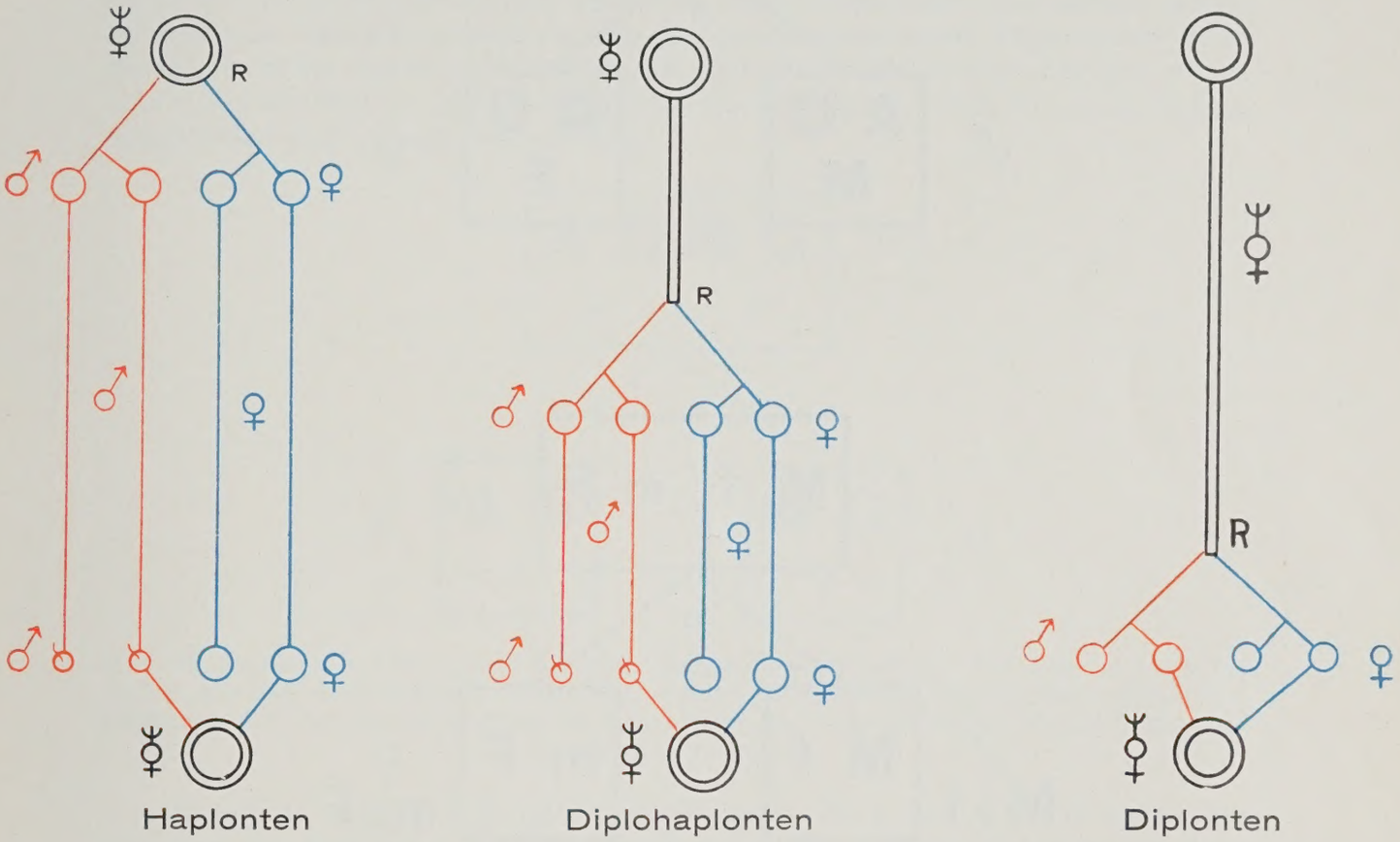



Abb. 57. Schema der drei Typen von haplogenotypischer Geschlechtsbestimmung bei Haplonten (1), Diplohaplonten (2) und Diplonten (3). Doppelte Striche und Kreise bedeuten Diplophase resp. Diplogeneration, einfache Striche und Kreise die Haplophase. Schwarz = gemischtgeschlechtliche Phasen, rot = männliche und blau = weibliche Phasen. *R* = Ort der Reduktionsteilung. Nach HARTMANN 1923.

durch Förderung der Potenzen des einen Geschlechts (GOLDSCHMIDT) oder Hemmung der Potenzen des entgegengesetzten Geschlechtes (CORRENS) zustande kommt, wissen wir nicht. Im Effekt kommen beide Auffassungen auf das Gleiche hinaus. Das Einfachste ist es wohl, zunächst mit CORRENS anzunehmen, daß das letzte der Fall ist.

Es liegt nicht der geringste Anhaltspunkt dafür vor, daß in der Haplophase beide Realisatoren vorhanden seien und daß nur der eine über den andern das Übergewicht erlangt (z. B. durch verschiedenes Quantum), so daß die ♀ oder ♂ Tendenz durch das gegenseitige Stärkeverhältnis der beiden Realisatoren bedingt sei. Man müßte dann annehmen, daß die Geschlechtsfaktoren im diploiden Zustand „ausbalanciert" seien und dadurch die Gemischtgeschlechtlichkeit der Diplophase bedingt sei, daß aber in den getrenntgeschlechtlichen Haplo-

phasen im männlichen Geschlecht der männliche Realisator stärker sei als der weibliche und umgekehrt im weiblichen Geschlecht der weibliche stärker als der männliche, wie das in dem Schema (Abb. 58 unten) zum Ausdruck gebracht ist. Weiterhin müßte noch die Annahme gemacht werden, daß M und f

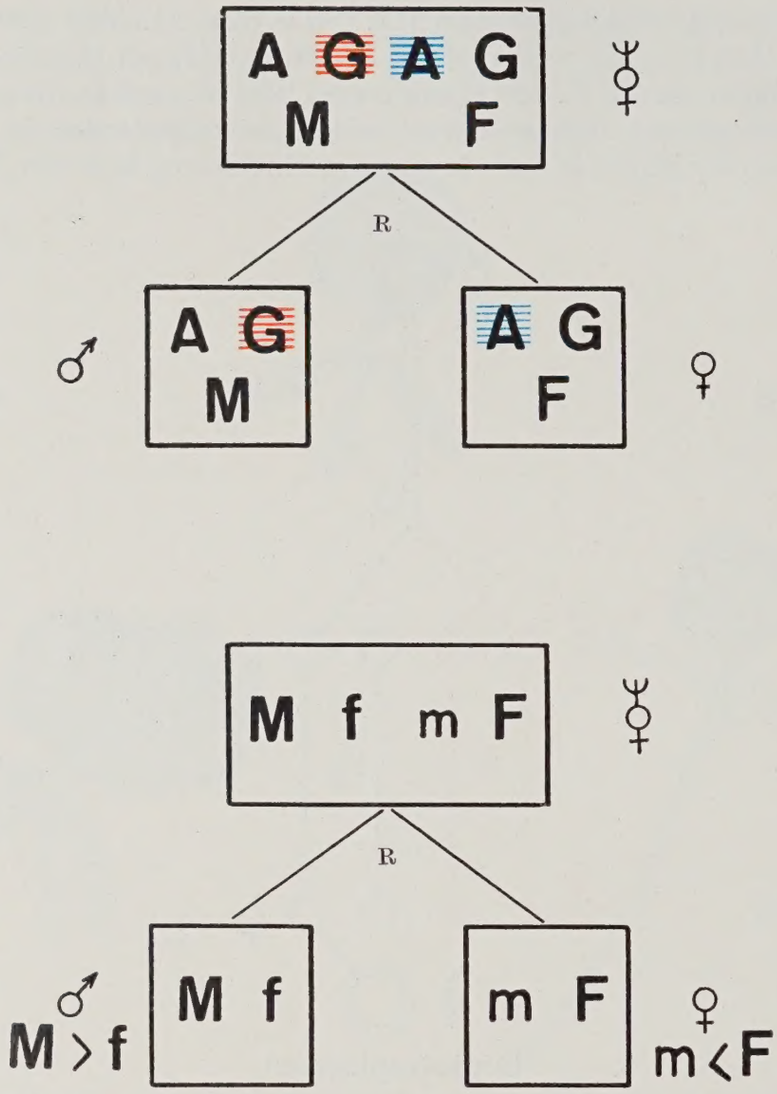



Abb. 58. Schemata zur Erläuterung der haplogenotypischen Geschlechtsbestimmung. Dem unteren Schema liegt die Auffassung zugrunde, daß auch die haploiden getrennten Geschlechter durch ‚Ausbalancierung" verschieden starker ♂ und ♀ Geschlechtsrealisatoren bedingt seien, die durch die Reduktionsteilung (R) verteilt werden. In der Diplophase wären dann zwei Paar Realisatoren vorhanden. *M*, *m* bedeuten ♂♂ Realisatoren von verschiedener Stärke, *F*, *f* ♀ ♀ Realisatoren von verschiedener Stärke.

Dem oberen Schema liegt die besser begründete Auffassung zugrunde, daß in der Diplophase nur ein Paar Realisatoren vorhanden ist und durch die Reduktion der ♂ Realisator *(M)* dem ♂, der ♀ Realisator *(F)* dem ♀ Gametophyt zugeteilt wird. Die Anwesenheit des ♂ Realisators *M* läßt die ♀ Potenzen *(G)* nicht zur Entfaltung gelangen (ausgedrückt durch die roten Striche durch *G*), die des ♀ Realisators umgekehrt die ♂ Potenzen *A* (ausgedrückt durch die blauen Striche durch *A*). Dabei ist angenommen, daß die Potenzen des entgegengesetzten Geschlechts völlig gehemmt werden (*G* und *A* ganz durchstrichen).

einerseits, m und F andrerseits immer gekoppelt vererbt werden. Abgesehen davon, daß diese Annahmen eine Komplikation bedeuten würden, die durch die Tatsachen nicht gefordert wird, und die den Modus der haplogenotypischen Geschlechtsbestimmung zu einem komplizierteren als den der diplo-

genotypischen stempeln würde, spricht gegen die Richtigkeit einer solchen Formulierung und Annahme gerade der einzige Fall, in dem eine solche Dominanz des einen Realisators über den andern zutage getreten ist, nämlich bei dem getrenntgeschlechtlichen Moos *Sphaerocarpus*, dem ja der gleiche Modus haplogenotypischer Geschlechtsbestimmung zukommt. Diese Erscheinung tritt hier nur in einem abnormen diploiden Gametophyten zutage. Der diploide Gametophyt von *Sphaerocarpus* ist nämlich nach Lorbeer (1927) rein ♀ trotz des Vorhandenseins des ♂ Realisators. Wenn nun die Getrenntgeschlechtlichkeit der normalen haploiden Gametophyten der Moose in derselben Weise durch Dominanz des einen Realisators zustande käme, dann könnte es nach diesem Resultat bei *Sphaerocarpus* nur weibliche, keine männlichen Individuen geben. Die normale Geschlechtsbestimmung der haploheteröcischen Organismen kann daher nur in der einfachen Zuteilung des männlichen Realisators auf den männlichen, des weiblichen auf den weiblichen Gametophyten (nach Art eines einfach mendelnden Faktorenpaares) bestehen.

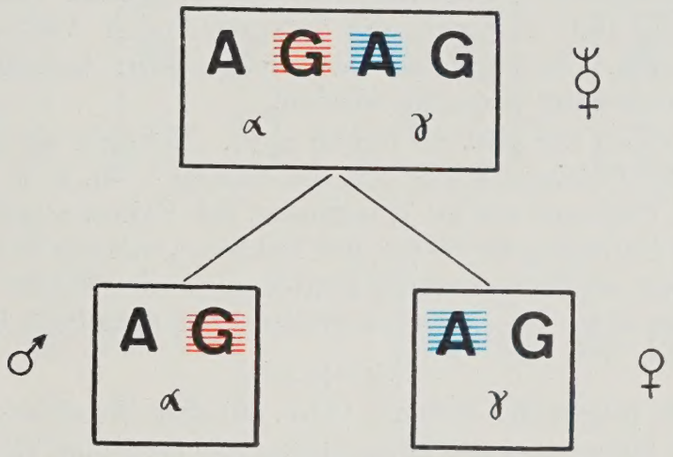



Abb. 59. Schema der haplogenotypischen Geschlechtsbestimmung. Das Schema zeigt das gleiche wie das obere Schema der Abb. 54, nur ist statt der dort angewandten älteren Bezeichnung *FM* für die Realisatoren die neuerdings von Correns vorgeschlagenen Bezeichnungen $\alpha$ $\gamma$ verwendet.

Wenn wir mit Correns (1927) die Potenzen für ♀ und ♂ mit G und A bezeichnen, den Realisator, der die ♀ Tendenz bewirkt, also die ♂ Potenzen in ihrer Entfaltung hemmt, mit $\gamma$, den Realisator für die ♂ Tendenz mit $\alpha$, so kommen wir zu einer Formulierung der haplogenotypischen Geschlechtsbestimmung, wie sie im folgenden Schema (Abb. 59) zum Ausdruck gebracht ist.

Es fragt sich nun, ob diese einheitliche Auffassung der haplogenotypischen Geschlechtsbestimmung mit der Annahme der Verteilung eines qualitativ verschiedenen Genpaares, also der Annahme einer qualitativ verschiedenen geschlechtsspezifischen, bipolaren Sexualität auch auf die tetrapolaren Basidiomyceten anwendbar ist, bei denen wir ja besonders eigenartige Sexualitätsverhältnisse antrafen. Man ist meist der Meinung, daß dies nicht möglich ist. Es sei daher das sexuelle Verhalten der Basidiomyceten daraufhin einer genaueren Prüfung unterzogen, ob dies tatsächlich zutrifft.

Die haplogenotypische Geschlechtsbestimmung der haploheteröcischen Basidiomyceten nach dem Viererschema hat man vielfach als multipolare Sexualität bezeichnet. In Wirklichkeit ist aber auch hier die Sexualität bipolar; es gibt trotz der vier Arten von Haplomycelien nur zwei Sexualtendenzen, also zwei verschiedene Geschlechter, was sich ja gerade darin äußert, daß eben

stets nur zwei Haplomycelien-Kombinationen möglich sind. Bei dieser Sachlage liegt der Gedanke nahe, daß es auch möglich sein müßte, die Gene, die hier als Realisatoren für die ♂ oder ♀ Tendenz (wenn die Geschlechter auch nicht identifizierbar sind), verteilt werden, in derselben Weise, wie dies oben allgemein für haplogenotypische Geschlechtsverteilung geschehen ist, zu bezeichnen, nämlich mit $\alpha$ für den ♂ Realisator und $\gamma$ für den ♀ Realisator. Das ist denn auch der Fall nicht nur, wie das ohne weiteres ersichtlich, für Pilze nach dem Zweierschema, sondern auch für die, die nach dem Viererschema kopulieren.

Die Formel für das Zweierschema stimmt natürlich, wenn wir mit $G$ und $A$ wieder die Potenzen bezeichnen und mit Correns annehmen, daß die Realisatoren in der Weise wirken, daß sie die Entfaltung der Potenzen des entgegengesetzten Geschlechtes hemmen, mit der oben gegebenen vollkommen überein.

Um nun auch auf das Viererschema dieselbe Bezeichnungsweise in gleicher Grundvoraussetzung anwenden zu können, muß noch die weitere Annahme gemacht werden, daß sowohl der ♂ wie der ♀ Realisator in jedem Haplonten, und zwar in verschiedenen Chromosomen der haploiden Garnitur lokalisiert, vorhanden sei, und daß weiterhin die entsprechenden Allele sich quantitativ verschieden erweisen. Es sind das aber die gleichen Annahmen, die bei der Kniepschen Formulierung gemacht werden.

Für AB schreiben wir also $\alpha\gamma$, für ab $\alpha_1\gamma_1$. Nehmen wir nun einmal (ganz willkürlich) an, der Faktor $\alpha$ wirke mit der Stärke —60, d. h. er solle die Entfaltung der ♀ (G) Potenzen um 60 % hemmen, der Faktor $\gamma$ mit der Stärke +50 (hemmt die ♂ (A) Potenzen um 50 %), der Faktor $\alpha_1$ mit der Stärke —30 (hemmt die ♀ (G) Potenzen um 30 %) und der Faktor $\gamma_1$ mit der Stärke +40 (hemmt die ♂ (A) Potenzen um 40 %. Das Stärkeverhältnis der einzelnen Realisatoren wäre dann:

$$\alpha > \gamma > \gamma_1 > \alpha_1$$

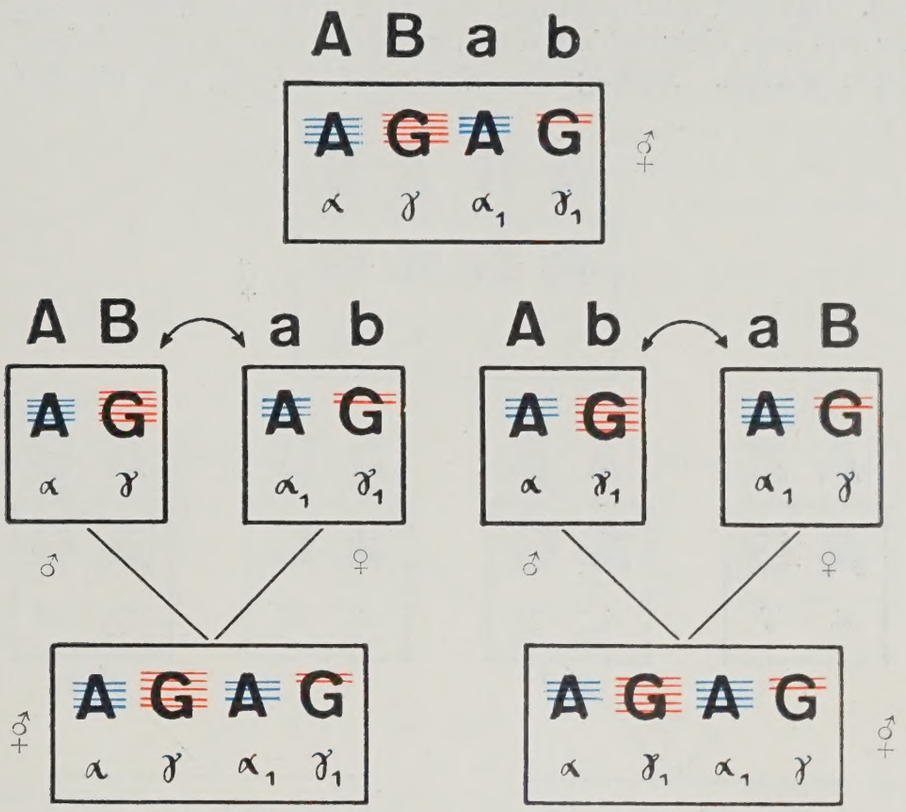
Wir können das in folgendem Schema (Abb. 60) zum Ausdruck bringen.

Im diploiden Mycel sind die Quantitäten der einzelnen Gene gegeneinander im Gleichgewicht; ihre gegenseitige Wirkung gleicht sich aus. (In dem Schema ist die Wirkung der Geschlechtsgene durch die verschiedene Zahl der wagerechten roten und blauen Striche zum Ausdruck gebracht, die den Grad der Hemmung, den sie auf die Entfaltung des entgegengesetzten Geschlechtes ausüben, andeuten). Die vier Haplomycelien sind dagegen je nach dem Stärkeverhältnis der in ihnen liegenden zwei Geschlechtsgene ♂ oder ♀ determiniert. Das Haplomycel $\alpha\gamma$ (=AB) wäre dann ♂ von der Stärke —10 (—60+50=—10), Haplomycel $\alpha_1\gamma_1$ (=ab) ♀ von der Stärke +10 (—30+40=+10), $\alpha\gamma_1$ (=Ab) ♂ von der Stärke —20 (—60+40=—20) und $\alpha_1\gamma$ (=aB) ♀ von der Stärke +20 (—30+50=+20). Da Haplomycelien, die ein Gen gemeinsam besitzen, nicht kopulieren, so sind nur die beiden Kombinationen möglich.

Wie ersichtlich, läßt sich auf diese Weise die sogenannte „multipolare" Sexualität (Viererschema) dem Schema einer normalen qualitativen Zweigeschlechtlichkeit ohne Schwierigkeit eingliedern. Diese Formulierung und Auffassung wird den experimentell erwiesenen Vorgängen genau so gerecht wie die unbestimmte von Kniep und enthält nur die gleichen theoretischen Voraussetzungen. Nur nimmt sie die zur Wirkung gelangenden Gene als echte Geschlechtsrealisatoren an, nicht bloß als unbestimmte kopulationsbedingende Gene.

Die zunächst absonderlich erscheinende Tatsache, daß hier zwei in verschiedenen Chromosomen liegende Genpaare angenommen werden müssen, verliert den Ausnahmecharakter, wenn wir an die genotypische Geschlechtsbestimmung der diploiden Tiere und Blütenpflanzen denken, für die ja im Prinzip das gleiche

gilt (s. S. 69 u. f.). Der einzige Unterschied gegenüber den Pilzen vom Viererschema ist der, daß bei den getrenntgeschlechtlichen Tieren nur das eine Genpaar heterozygot, das andere dagegen homozygot ist (s. unten S. 70), während bei den Pilzen beide Geschlechtsgene im heterozygoten (quantitativ verschiedenen Zustand) angenommen werden müssen.




$a = -60,\ \gamma = +50,\ a_1 = -30,\ \gamma_1 = +40$

$a > \gamma > \gamma_1 > a_1$

$a\gamma = ♂ -10\ (-60 + 50 = -10),\quad a_1\gamma_1 = ♀ +10\ (-30 + 40 = +10),$

$a\gamma^1 = ♂ -20\ (-60 + 40 = -20),\quad a_1\gamma = ♀ +20\ (-30 + 50 = +20)$

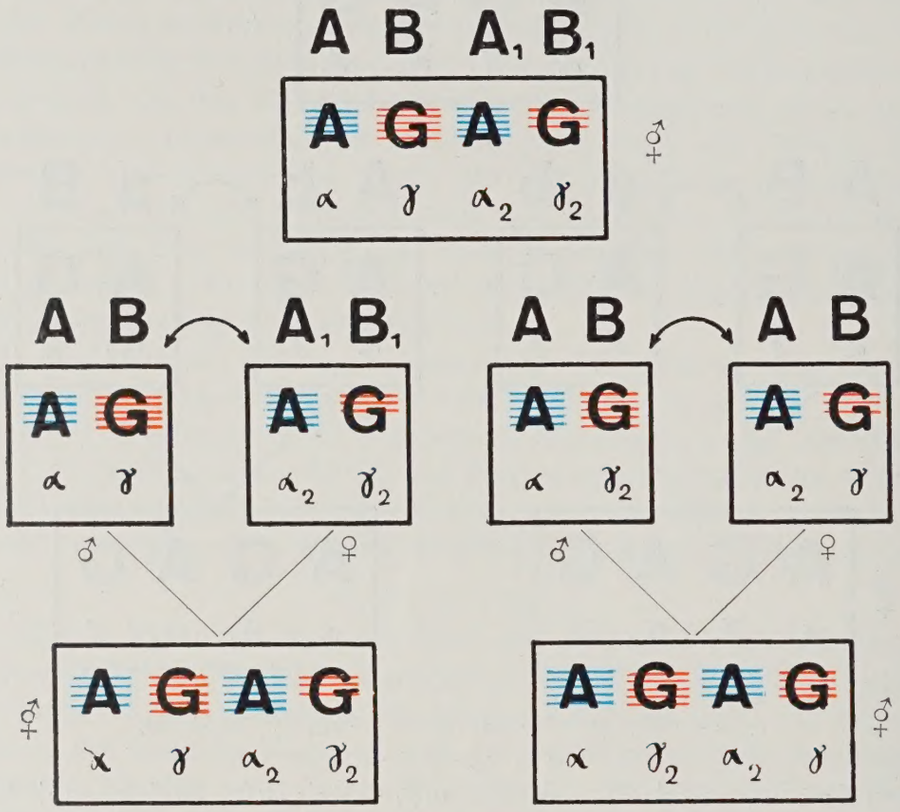
Abb. 60. Schema der haplogenotypischen Geschlechtsbestimmung der heteröcischen Hymenomyceten vom tetrapolaren Typus (Viererschema). Über den Rechtecken stehen die Bezeichnungen von Kniep für die zwei Paare von Geschlechtsgenen der tetrapolaren Hymenomyceten *(A B a b)*. In den Rechtecken ist die Auffassung zum Ausdruck gebracht, daß es sich um zwei qualitativ verschiedene Gene, ♂ Geschlechtsbestimmer (Realisatoren) $a$ und ♀ Realisatoren $\gamma$ handelt, die in verschiedenen Chromosomen lokalisiert sind, während die in den homologen Chromosomen liegenden Allele nur Gene gleicher Art, aber von quantitativer Verschiedenheit, darstellen ($a_1\ \gamma_1$). Alle vier Gene können dann verschiedene Stärke besitzen. Die verschiedene Stärke soll darin zum Ausdruck kommen, daß die Geschlechtsrealisatoren die Potenzen des entgegengesetzten Geschlechts verschieden stark hemmen, was im Schema durch die verschiedene Anzahl der roten Striche durch *G* (♀ Pot.), der blauen durch *A* (♂ Pot.) dargestellt ist. Die angenommenen Stärkegrade sind unter dem Schema angegeben. Die ♂ oder ♀ Tendenz der Haplonten kommt durch die Differenz der Wirkung der $a$ *(M)* und $\gamma$ *(F)* Realisatoren zustande, während sie in der Diplophase sich gegenseitig ausgleichen und daher ♂♀ Zustand bedingen.

Diese Schreibweise und Auffassung läßt sich aber in derselben ungezwungenen Weise auch auf das verschiedene sexuelle Verhalten der verschiedenen geographischen Rassen anwenden.

Wenn wir mit Kniep und Brunswick die hier zur Geltung gelangenden Gene als multiple Allelomorphe, die sich nur quantitativ von A und B unterscheiden, betrachten, so wäre nach unserer Schreibweise:

$$A = \alpha\ ,\ B = \gamma\ ,\ a = \alpha_1,\ b = \gamma_1$$
$$A_1 = \alpha_2,\ B_1 = \gamma_2,\ a_1 = \alpha_3,\ b_1 = \gamma_3$$
$$A_2 = \alpha_4,\ B_2 = \gamma_4,\ a_2 = \alpha_5,\ b_2 = \gamma_5 \text{ usw.}$$

Wir brauchen also nur für die multiplen Allelomorphe andere Stärkegrade (Quantitäten) der ♂ und ♀ Realisatoren anzunehmen, um auch diese Resultate zu erklären. Das sind aber auch nur dieselben Annahmen, wie KNIEP sie macht, nur wieder mit dem Unterschied, daß zwei qualitativ verschiedene Gensorten angenommen werden. Beifolgendes Schema (Abb. 61), das die Aufspaltungen




$$\alpha = -60,\ \gamma = +50,\ \alpha_2 = -40,\ \gamma_2 = +55$$
$$\alpha > \gamma_2 > \gamma > \alpha_2$$
$$\alpha\gamma = ♂ -10\ (-60 + 50 = -10),\quad \alpha_2\gamma_2 = ♀ +15\ (-40 + 55 = +15),$$
$$\alpha\gamma_2 = ♂ -5\ (-60 + 55 = -5),\quad \alpha_2\gamma = ♀ +10\ (-40 + 50 = +10)$$

Abb. 61. Schema der haplogenotypischen Bestimmung und Vererbung des Geschlechts heterözischer Hymenomyceten von tetrapolarem Typus nach Bastardierung mit sexuell differenten geographischen Rassen. Durch Kreuzung mit einer anderen Rasse sind statt der Gene (Realisatoren) $\alpha_1\gamma_1$ die Gene $\alpha_2\gamma_2$ von anderem Stärkegrad (Quantität) in die Diplophase gekommen (multiple Allelomorphe). Die angenommenen Stärken der Gene sind darunter angegeben; daraus ergibt sich wieder die ♂ oder ♀ Tendenz der Haplonten und die ♂♀ der Diplophasen.

und Kopulationen der Haplomycelien eines Bastardfruchtkörpers darstellt, der durch Kombination zweier Mycelien verschiedener geographischer Rassen entstanden ist, zeigt, wie die Erklärung dieser multiplen Allelomorphe mit der Annahme einer qualitativen Zweigeschlechtlichkeit vereinbar ist.

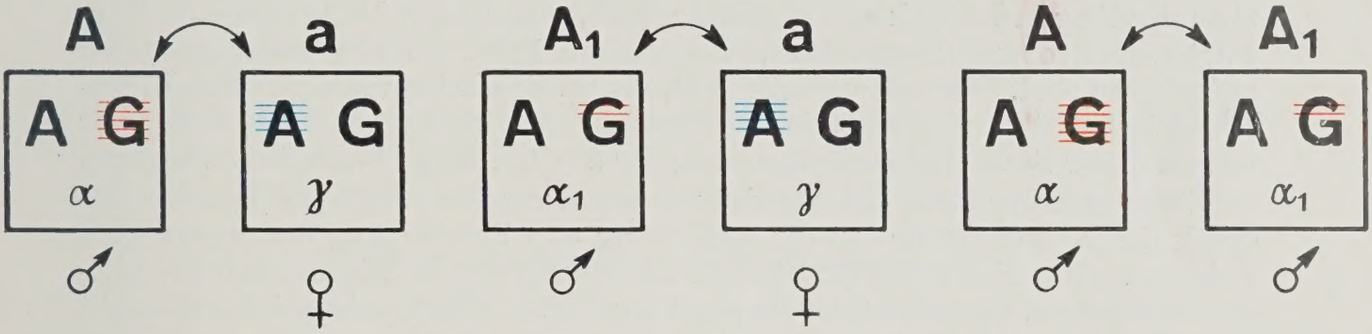
Die Gene $\alpha$ (A) und $\gamma$ (B) sind die gleichen wie vorher. Dagegen hat $\alpha_2$ ($A_1$) die Stärke —40 (hemmt G um 40 %) und $\gamma_2$ ($B_1$) die Stärke +55 (hemmt A um 55 %). Das Stärkeverhältnis der Realisatoren ist also folgendes:

$$\alpha > \gamma_2 > \gamma > \alpha_2$$

Haplomycel $a\gamma$ (AB) ist demnach ♂ von der Stärke —10 (—60+50=10), $a_2\gamma_2$ ♀ von der Stärke +15 (—40+55=+15), $a\gamma_2$ ♂ von der Stärke —5 (—60 +55=—5) und $a_2\gamma$ ♀ von der Stärke + 10 (—40+50=+10), woraus die angegebenen Kopulationen ohne weiteres verständlich erscheinen.

Auch für die multiplen Allelomorphe wird demnach diese Schreibweise und Auffassung den tatsächlichen Erscheinungen in derselben Weise gerecht und enthält keine weiteren hypothetischen Voraussetzungen. Doch hat sie gegenüber allen anderen Auffassungen und Schreibweisen den Vorteil, daß sie gestattet, ungezwungen die merkwürdigen Verhältnisse der Basidiomyceten den allgemeinen Gesetzlichkeiten, die für die qualitativ zweigeschlechtliche Sexualität im Tier- und Pflanzenreich gilt, einzugliedern. Allerdings führt sie schon bei „monohybrider" Sexualität (Zweierschema) unbedingt zur Annahme einer relativen Sexualität.

Hier kopuliert ja der Stamm mit dem multiplen Allelomorph $A_1$ (=$a_1$) nicht nur mit dem Stamm a (=$\gamma$) sondern auch mit A (=$a$), also mit Haplo-




$a = -60$, $\gamma = +50$, $a_1 = -20$

$a > a_1$

Differenz zwischen $a$ (— 60) u. $\gamma$ (+ 50) = 110

Differenz zwischen $a_1$ (— 20) u. $\gamma$ (+ 50) = 70

Differenz zwischen $a$ (— 60) u. $a_1$ (— 20) = 40

Abb. 62. Schema der verschiedenen Haplokombinationen (Kopulationen) bei der Kreuzung sexueller geographischer Rassen haplogenotypisch heterözischer Hymenomyceten vom bipolaren Typus. Bei Kombination normaler ♂ ($a$) und ♀ ($\gamma$) Haplonten mit einem ♂ Haplonten von wesentlich geringer Stärke ($a_1$), können nicht nur die ♂$a_1$-Haplonten mit den ♀ $\gamma$-Haplonten kopulieren, sondern auch mit dem stärkeren ♂ $a$-Haplonten (relative Sexualität). Die angenommenen Stärken und die sich daraus ergebenen Differenzen sind darunter angegeben.

mycelien gleicher qualitativer sexueller Tendenz, aber verschiedener Stärke, was wir mit Correns Valenz nennen.

Dieses Ergebnis kann man, wie gesagt, durch die Annahme einer sog. relativen Sexualität erklären (Genaueres darüber siehe später S. 87). Danach wäre eine Kopulation zwischen Gameten gleicher sexueller Tendenz möglich, wenn die Differenz im Stärkegrad der sexuellen Tendenz groß genug ist. Schon bei Gemischtgeschlechtlichkeit sind ja wohl in den meisten Fällen in den geschlechtlich differenzierten Haplostadien die Potenzen des anderen Geschlechtes durch die Wirkung des betr. Realisators nicht völlig unterdrückt, sondern nur in verschiedenem Stärkegrade gehemmt. Wenn nun bei Vorhandensein von Realisatoren derselben Qualität (♂ oder ♀) der eine sehr stark wirkt (große Quantität, starke Hemmung der entgegengesetzten Potenz), der andere sehr schwach (geringe Quantität, schwache Hemmung der entgegengesetzten Potenz), dann könnte es möglich sein, daß bei genügend großer Differenz in der Wirkung der quantitativ verschiedenen Gene bei Zusammentreffen der beiden Haplomycelien unter der Einwirkung des stärkeren Partners die entgegengesetzten Potenzen

des schwächeren in Aktion treten könnten, wie das in dem Schema (Abb. 62) zum Ausdruck gebracht ist.

Bei Kopulationen sexuell verschiedener Rassen nach dem Viererschema ist ebenfalls relative Sexualität anzunehmen, doch macht es sich hier nicht so auffällig bemerkbar, weil bei der Kopulation nach dem Viererschema innerhalb einer Rasse schon gewissermaßen relative Sexualität vorliegt. Denn unsere Formulierung führte ja zur Annahme, daß in jedem Haplomycel ein ♂ und ♀ Realisator, jedoch von verschiedener Stärke vorhanden sei, und daß die sexuelle Tendenz der verschiedenen Haplomycelien nur durch das verschiedene Stärkeverhältnis, die verschiedene Valenz der ♂ und ♀ Realisatoren herbeigeführt wird. Das Gleiche gilt aber ganz allgemein für die normale Sexualität der getrenntgeschlechtlichen Tiere und Blütenpflanzen, worauf oben bereits hingewiesen wurde. Nach der Darstellung der relativen Sexualität (s. S. 87 bis 105) wird dies noch klarer hervortreten.

Es ist jetzt nur noch die Frage zu erörtern, ob die bei der Geschlechtstrennung der Basidiomyceten in Erscheinung tretenden Gene nicht besser als kopulationsbedingende Faktoren (Kniep 1928, Oehlkers 1927) oder als Sterilitätsfaktoren (Prell 1921, Brunswick 1924, F. v. Wettstein 1924) aufzufassen sind. Die erste Möglichkeit, die an sich keinen wesentlichen Unterschied bedeutet, wird im Abschnitt II ausführlich diskutiert werden, so daß wir uns an dieser Stelle auf die Behandlung der zweiten Frage beschränken können.

Besonders Brunswick (1924) ist, wie schon vor ihm Prell (1921) mit Nachdruck dafür eingetreten, daß die Auffassung und Bezeichnung der analysierten Faktoren als „Sterilitätsfaktoren die richtigere, da wissenschaftlich ökonomischere" sei. Die sachliche Begründung seines Standpunktes ist aber nicht zutreffend. Als die beiden Hauptgründe für die Auffassung von Sterilitätsfaktoren führt Brunswick das Vorkommen einer sehr großen Zahl von multiplen Allelomorphen (zur Erklärung der geographischen Rassen) an und die Tatsache, daß bei zahlreichen Hymenomyceten der geschlechtsbestimmende Genkomplex geteilt in zwei verschiedenen Chromosomen gelagert ist (Brunswick 1924, S. 141). Beides wären Annahmen, die in der Biologie neuartig seien, keinen Präzedenzfall aufweisen würden. Das ist aber nicht richtig. Hinsichtlich der durch multiple Allelomorphe bedingten geographischen Rassen sei nur auf die Goldschmidtschen Versuche über die Intersexualität der Schmetterlinge hingewiesen, durch die genau das Gleiche schon eingehend erwiesen ist. Es handelt sich offenbar um eine bei der diplogenotypischen Geschlechtsbestimmung der Tiere weit verbreitete Erscheinung (s. die zusammenfassende Darstellung der Intersexualität von Goldschmidt (1927) und den Abschnitt von Witschi in Bd. II D). Und auch die Verteilung der Geschlechtsfaktoren auf zwei verschiedene Chromosomen ist durchaus nicht ohne Präzedenzfall; es sei nur an die Lokalisation der MM-Faktoren in den Autosomen, der FF- resp. Ff-Faktoren in den Geschlechtschromosomen von *Drosophila* (Bridges) oder den Fröschen (Witschi) erinnert oder an die verschiedene Lokalisation der F- und M-Faktoren bei *Lymantria* (Goldschmidt 1927).

Umgekehrt stimme ich heute Kniep zu, daß es nicht berechtigt ist, die weithergeholte Analogie mit den Sterilitätsfaktoren der Blütenpflanzen zur Erklärung der kopulationsbedingenden Faktoren heranzuziehen[1]). Die Verhältnisse bei den selbststerilen Blütenpflanzen können mit den bei den Pilzen vorliegenden Vorgängen, wie Kniep mit Recht betont hat, gar nicht direkt verglichen werden. Die Voraussetzung dazu wäre, daß die diöcischen Hymenomyceten gar nicht

1) Früher (1925) hatte ich dies für möglich gehalten.

diöcisch, sondern zwittrig wären, wozu nicht der geringste Anhaltspunkt vorliegt. Auch wäre dann zu erwarten, daß bei vermutlich anisogamen Pilzen, die haplosynöcisch sind, Fälle von Selbststerilität vorkommen, da sie allein als Analogie herangezogen werden könnten. Ein solcher Fall ist aber bei Thallophyten[1]) und, wie wir hinzufügen wollen, auch bei Moosen nicht bekannt.

Leider fehlt ja noch für die Hymenomyceten der endgültige Nachweis dafür, daß die Gene als echte Geschlechtsrealisatoren aufgefaßt werden müssen, da sich bisher bei dieser Pilzgruppe noch kein Anzeichen eines sexuellen Unterschiedes hat auffinden lassen; doch würde die Auffassung als Sterilitätsfaktoren dazu zwingen, die völlig gleiche Erscheinung bei verwandten Formen, wie Ustilagineen und Mucorineen als etwas prinzipiell Verschiedenes aufzufassen, da ja im ersten Fall wenigstens sekundäre sexuelle Verschiedenheiten zwischen den beiden Haplomycelsorten (+ und —, $\gamma$ und $\alpha$) nachgewiesen sind, wodurch man berechtigt wird, diese Verschiedenheit auf Geschlechtsrealisatoren zurückzuführen; während im zweiten durch Bastardierung die ♂ Natur der —-, die ♀ der +-Stämme erwiesen ist.

Die Abneigung gegen die Bezeichnung der Kopulationsfaktoren als Geschlechtsfaktoren ist aber wohl in erster Linie nicht sachlicher, sondern psychologischer Natur, und darauf zurückzuführen, daß die sog. „multipolare" Sexualität der Vorstellung einer echten Zweigeschlechtlichkeit zu widersprechen schien. Daß das aber nicht der Fall ist, ist durch unsere obige Formulierung (und die auch sonst nicht zu umgehende Annahme einer relativen Sexualität) erwiesen, und somit dürfte wohl der hauptsächlichste psychologische Grund dagegen wegfallen.

### 4. Diplogenotypische Geschlechtsbestimmung

Die diplogenotypische oder zygot-genotypische Geschlechtsbestimmung besteht darin, daß die diploide Phase eines Organismus bereits genotypisch sexuell determiniert ist, und daß diese Determinierung mit der Befruchtung (Zygotenbildung) festgelegt ist. Während bei der haplogenotypischen Geschlechtsbestimmung die diploide Phase stets potentiell gemischtgeschlechtlich, synöcisch ist und allein die Reduktion über die Bestimmung des Geschlechtes (welches nur in einer Haplophase zutage treten kann) entscheidet, ist bei der diplogenotypischen Geschlechtsbestimmung die Reduktion nur ein vorbereitender Akt dazu, und das Geschlecht wird erst durch die Befruchtung endgültig festgelegt. Der Vorgang der Geschlechtsbestimmung spielt sich also in zwei Etappen ab, durch Reduktion und Zygotenbildung. Es geschieht das in der Weise, daß das eine Geschlecht heterozygot ist (heterogametisch) und zwar in den meisten Fällen das männliche Geschlecht und bei der Reduktion zweierlei Sorten von Gameten, männchenbestimmende und weibchenbestimmende, erzeugt, während das andere Geschlecht homozygot (homogametisch) ist, nur Geschlechtszellen einer Sorte hervorbringt. Durch Kopulation eines männchenbestimmenden Spermiums mit einem Ei entsteht ein ♂ Tier, durch Kopulation eines weibchenbestimmenden Spermiums ein ♀ Tier (Abb. 63).

Für die diplogenotypisch getrenntgeschlechtlichen Tiere ist heute ziemlich allgemein die Goldschmidtsche Formulierung dieses Modus der Geschlechtsbestimmung und Geschlechtsvererbung angenommen, wonach die männlichen und weiblichen Realisatoren in jedem Geschlechtsindividuum in doppelter Auflage (nur in den Gameten einfach) vorhanden angenommen werden und zwar bei männlicher Heterozygotie im heterozygoten ♂ Geschlecht die ♀ Realisatoren im

1) Unter den Protozoen bieten die Sexualverhältnisse der Infusorien mit isogamer Konjugation die einzigen Fälle von „Selbststerilität", da ja hier die ♂ und ♀ Gametenkerne eines Konjuganten nie kopulieren. Ähnlich liegen die Verhältnisse bei den von Geitler beschriebenen Diatomeen (s. S. 57).

heterozygoten Zustand, die ♂ Realisatoren im homozygoten ♀ Geschlecht dagegen beide homozygot, wie das in dem beifolgenden Schema zum Ausdruck gebracht ist (Abb. 64). Die weiblichen Geschlechtsrealisatoren liegen hier in den Geschlechtschromosomen und das Allelomorph f von F wird nur quantitativ verschieden von

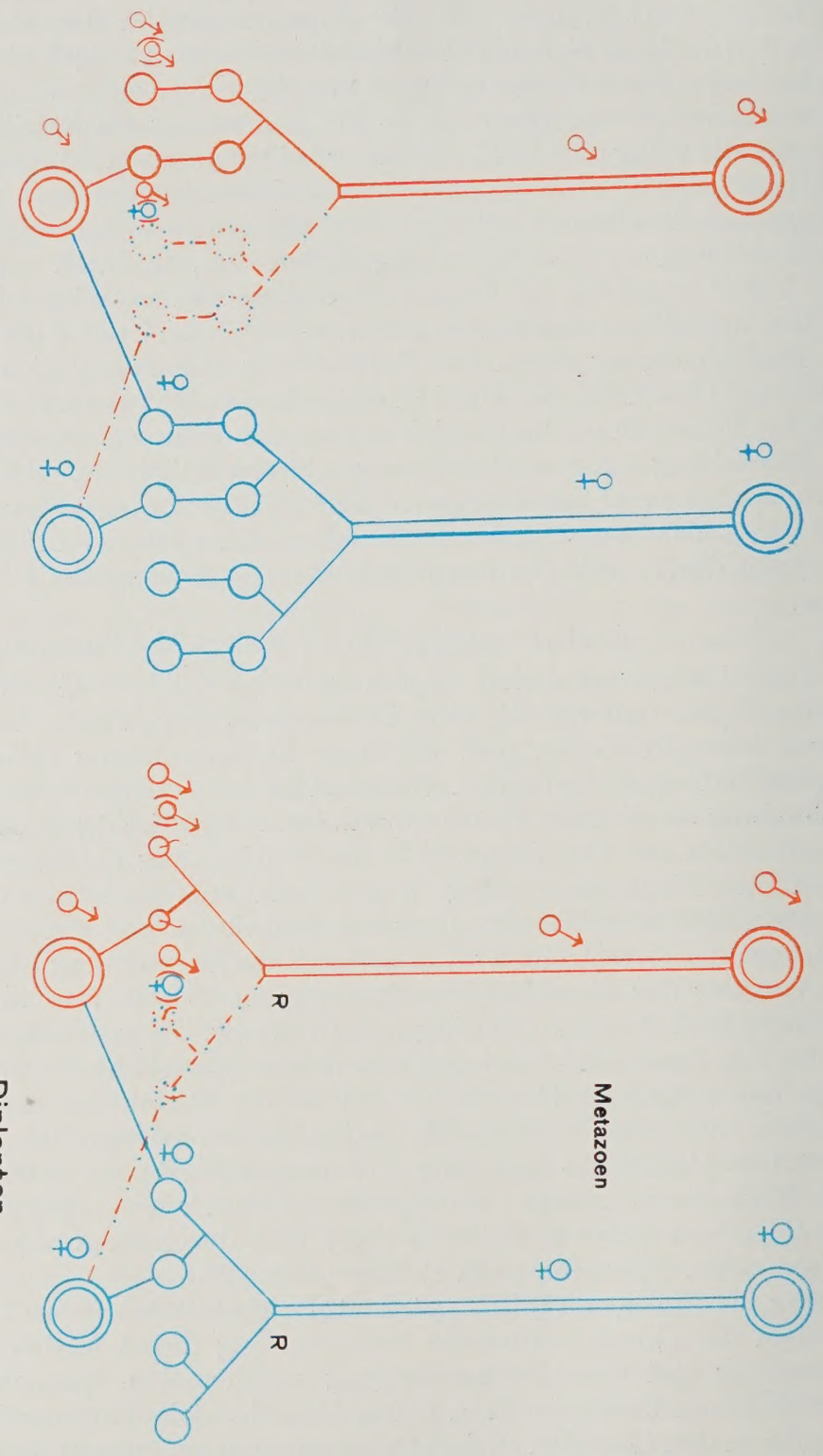



Abb. 63. Schema der beiden Typen von diplogenotypischer Geschlechtsbestimmung bei Diplohaplonten, den getrenntgeschlechtlichen Blütenpflanzen (links) und Diplonten, getrenntgeschlechtliche Metazoen (rechts). Doppelte Striche und Kreise bedeuten Diplophase, einfache Striche und Kreise die Haplophase; rot = männliche, blau = weibliche Phase. R = Ort der Reduktionsteilung. Nach M. Hartmann 1923.

F angenommen (Witschi); im Extremfall im sog. X —0-Typus der Geschlechtschromosomen ist es = 0. Wie aus dem Schema ersichtlich, wird die geschlechtliche Determinierung in der Diplophase auf die quantitativ verschiedene Wirkung der ♂ und ♀ Geschlechtsrealisatoren zurückgeführt. Man kann natürlich statt

der meist üblichen Schreibweise der Realisatoren mit MM, Ff auch die neuerdings von CORRENS vorgeschlagene (auch hier allgemein angenommene) Schreibweise der Realisatoren anwenden (Abb. 65). Dabei ergibt sich die an früherer Stelle

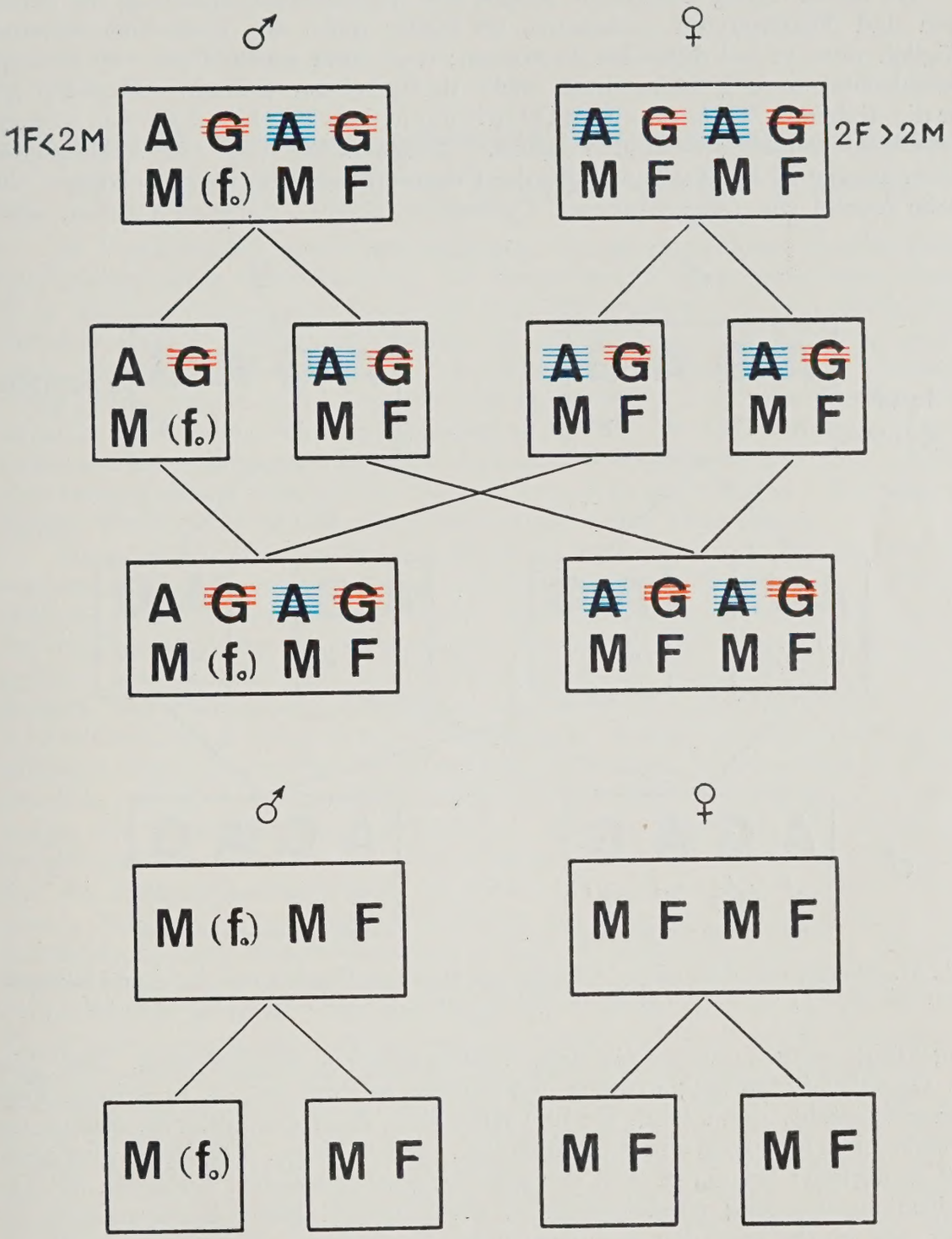



Abb. 64. Schema der diplogenotypischen Bestimmung und Vererbung heteröcischer Tiere mit ♂ Heterogamie. Dem Schema ist die GOLDSCHMIDTsche Formulierung zugrunde gelegt, wonach auch in den haploiden Gameten ein ♂ *M*- und ein ♀ *F*-Faktor (Realisator) vorhanden ist, im diploiden Tier dementsprechend doppelt. Beim heterozygoten ♂ Geschlecht ist der *XO*-Typ der Geschlechtschromosomen angenommen, wonach das Allel vom ♀ Realisator fehlt *(fo)*. Unten Formeln nur mit Realisatoren, darüber mit Hinzufügung der Potenzen *A* und *G*, die (wie in den obigen Schematas der Abb. 58—62) durch die Wirkung der sexuell entgegengesetzten Realisatoren verschieden stark gehemmt werden (ausgedrückt durch die verschiedene Zahl der roten und blauen Striche).

(S. 65) hervorgehobene Ähnlichkeit dieses Typus der genotypischen Geschlechtsbestimmung mit dem haplogenotypischen der tetrapolaren Basidiomyceten ohne weiteres zu erkennen.

Ob dieser diplogenotypische Modus der Geschlechtsbestimmung bei Protozoen und Thallophyten vorkommt, ist bisher nicht mit Sicherheit bekannt. Möglich wäre er bei diploiden Protozoen; doch sind solche Fälle von strenger Geschlechtstrennung bisher noch nicht nachgewiesen worden. Dasselbe gilt für die diploiden Diatomeen und Codiaceen, falls sich hier Fälle von strenger Geschlechtstrennung auffinden lassen. Solche Fälle sind für Thallophyten bisher nur für die Braunalgenfamilie der Fucaceen nachgewiesen, bei denen eine große Anzahl von *Carpophyllum*-, *Cystoseira*-, *Fucus*-, *Sargassum*-Arten, sowie

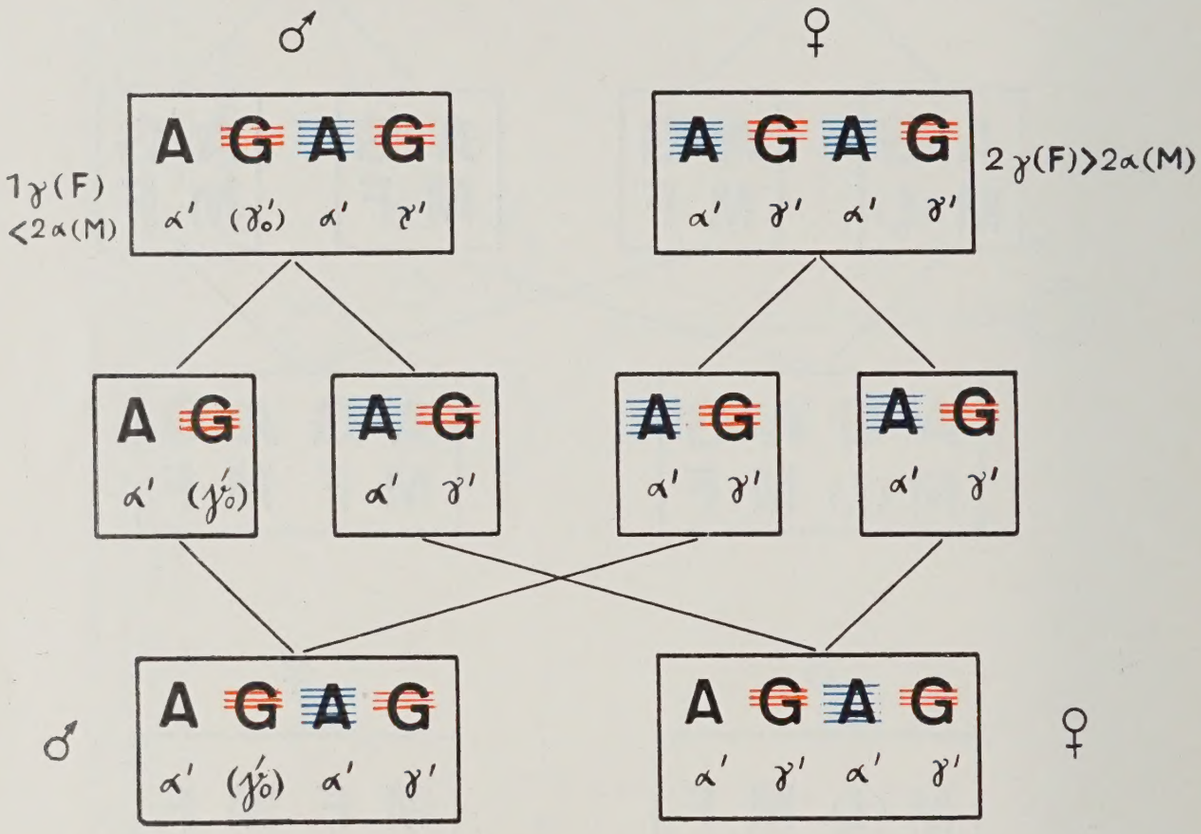



Abb. 65. Dasselbe Schema wie in Abb. 64, nur die ältere Bezeichnung der ♂ und ♀ Realisatoren mit *MM Ff* ersetzt durch die neuerdings von Correns vorgeschlagene mit $\alpha' \alpha' \gamma' \gamma'_0$.

Angehörige einiger anderer Gattungen als heteröcisch bekannt sind. Falls hier die Geschlechtstrennung wirklich genotypisch ist, was jedoch in keinem Falle bisher feststeht, dann kann sie nur nach dem eben geschilderten Modus der heteröcischen Metazoen und Blütenpflanzen vor sich gehen. Möglich ist aber auch, daß wenigstens bei einem Teil der getrenntgeschlechtlichen Fucaceen die Geschlechtsbestimmung phänotypisch in einem frühen Entwicklungsstadium erfolgt, wie wir das nach den oben berichteten Versuchen an *Ectocarpus* annehmen müssen und wie das wahrscheinlich auch für die evtl. diploiden Siphoneen *Codium*, *Dasycladus* und *Acetabularia* gilt. Klarheit über den Modus der Geschlechtsbestimmung können auch hier nur eingehende experimentelle und cytologische Untersuchungen erbringen, und zwar mit denselben Mitteln und auf denselben Wegen, wie es für die Blütenpflanzen und Tiere geschehen ist.

## II. Beweise für die geschlechtlich verschiedene Tendenz der Gameten auch bei morphologischer Isogamie

Im Vorstehenden wurde ganz allgemein eine geschlechtliche Verschiedenheit der kopulierenden Gameten (resp. bei Somatogamie der kopulierenden vegetativen Zellen) angenommen und mit dem Unterschied „♂—♀" gleichgesetzt. Es wurde also das, was wir mit CORRENS verschiedene sexuelle Tendenz nennen, auch dort angenommen, wo die kopulierenden Gameten morphologisch äußerlich völlig gleich, isogam sind. Das steht im Gegensatz zu der früher herrschenden, teilweise auch heute noch festgehaltenen Ansicht, daß bei Isogamie sexuelle Unterschiede fehlen, und daß die sexuellen Verschiedenheiten erst sekundär sich herausgebildet und mit der Befruchtung verknüpft hätten. Der hier vertretene Standpunkt bedarf daher einer eingehenden Begründung.

Zunächst hat sich gezeigt, daß die Fälle weit verbreitet sind, in denen bei morphologischer Isogamie trotzdem physiologisch zwei Geschlechter vorhanden sind, die genetisch streng getrennt sind. Man hat mit BLAKESLEE, der, wie oben hervorgehoben, zuerst für die isogamen Mucorineen ein solches Verhalten aufgedeckt hat, zunächst die beiden Geschlechter bei Mangel jeglichen Anhaltspunktes zur Feststellung männlicher oder weiblicher Charaktere als +- und —-Formen, resp. -Geschlechter bezeichnet. Später war es dann BLAKESLEE gelungen, durch Bastardierung mit andern verwandten Schimmelpilzen, die aber deutlich verschiedene Geschlechtszellen (Antheridien und Oogonien) erkennen lassen, die männliche Natur der Minus- und die weibliche der Plusstämme der Mucorineen festzustellen. Die weitere Forschung hat außerdem gezeigt, daß die Plus- und Minusformen bei Pilzen (Mucorineen, Ascomyceten, Brandpilzen, Basidiomyceten) durch Reduktion herbeigeführt wird, daß also haplogenotypische Geschlechtsbestimmung vorliegt (BURGEFF, KNIEP u. a.). Denselben Nachweis hat später SCHREIBER und nach ihm SCHULZE für isogame Grünalgen (Volvocineen) geführt. Für alle isogamen Formen, bei denen genotypische Geschlechtsbestimmung nachgewiesen ist, halten wir daher zugleich die physiologische sexuelle Verschiedenheit der Gameten und Haplonten (männliche und weibliche Geschlechter) erwiesen. Denn die Geschlechtsbestimmung erfolgt hier genau in der gleichen Weise, wie bei den nahverwandten anisogamen Formen (durch Reduktion nach Art eines einfach spaltenden Heterozygoten), und so dürfen wir die Plus- und Minusformen allgemein als männlich und weiblich bezeichnen, zumal man das männliche und weibliche Geschlecht in vielen Fällen tatsächlich durch Bastardierung feststellen konnte[1]).

Aber auch rein morphologische Unterschiede, sowie Verschiedenheiten im Verhalten bei der Kopulation wurden bei einer ganzen Anzahl früher als streng isogam angesehener Protozoen und Algen in neuerer Zeit aufgefunden, und zwar sowohl bei Formen mit genotypischer, wie solchen mit phänotypischer Geschlechts-

1) Eine eingehende Begründung dieses Standpunktes und die Auseinandersetzung mit der gegenteiligen Ansicht erfolgt später (S. 81).

bestimmung. Hier seien zunächst die isogamen Gregarinen erwähnt, die, wie oben ausgeführt, wahrscheinlich als genotypisch haploheteröcisch anzusprechen sind. Bei diesen Urtieren hat die neue Forschung vielfach Unterschiede an den kopulierenden Gameten aufzeigen können. So sind zwar bei einigen *Monocystis*-arten beide Gametensorten gleich groß, doch ist bei der weiblichen der Kern etwas größer als bei der männlichen (Abb. 66). Bei andern Arten derselben Gattung *Monocystis* findet sich ein ähnlicher Unterschied wie bei *Urospora* (s. unten), nur sind die ♂ Gameten etwas größer als die ♀ Gameten und schließlich gibt es schon innerhalb der Gattung *Monocystis* Anisogamie mit stark ausgeprägten Unterschieden in Größe und Form zwischen ♂ und ♀ Gameten (Naville). Bei *Urospora* ist der Unterschied der Gameten stärker ausgebildet, indem bei annähernd gleicher Größe die Androgamete durch eine stärkere Ausbildung eines längeren achro-

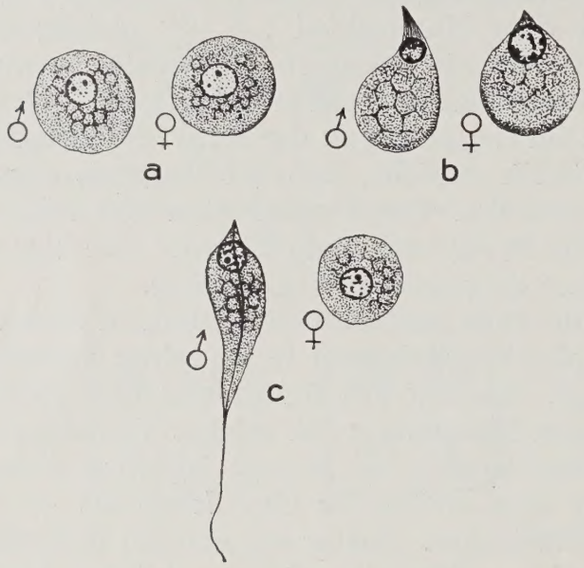



Abb. 66. Gameten verschiedener Gregarinen, die allmähliche Ausbildung der sexuellen Verschiedenheit zeigend. *a Monocystis* sp. *b Urospora lagidis*. *c Stylorhynchus longicollis*. *a* und *b* nach Brasil. *c* nach Léger. Aus Hartmann-Schilling.

Abb. 67. *Gregarina polymorpha* (Sporozoe, Gregarine) Syzygie von jungen ♀ (vorn, Primit) und ♂ (hinten, Satellit) Gamonten, die mit Neutralrot stark different gefärbt sind.
Vergr. ca. 850fach. Nach D. Mühl 1921.

matischen Fortsatzes ausgezeichnet ist (Abb. 66). Die morphologische Geschlechtsdifferenzierung greift bei vielen Gregarinen sogar über auf die gametenbildenden Elternzellen, die Gamonten, so daß sekundäre Geschlechtsunterschiede auftreten, und zwar selbst in Fällen, bei denen die Gameten nicht unterschieden werden können (Berlin). Diese Verschiedenheiten bestehen in Unterschieden des Golgi-Apparates, der Reservestoffe, sowie verschiedenem färberischen Verhalten der Mitochondrien und anderer Zellbestandteile in beiden Geschlechtern (Léger und Dubosq 1900, Berlin 1921, Mühl 1921, Joyet-Lavergne 1924, 1926). Die Unterschiede können schon bei frühen Wachstumsstadien zutage treten. Sie lassen ihren Zusammenhang mit dem Geschlecht dadurch erkennen, daß bei einem Teil dieser Gregarinen schon sehr frühzeitig zwei Individuen (die späteren Gamonten) zu einer sog. „Syzygie" miteinander verkoppelt sind, gemeinsam heranwachsen und sich gemeinsam encystieren. Der

Primit, die vordere Gregarine, soll nach JOYET-LAVERGNE dabei stets der weibliche, der Satellit der männliche Partner sein (Abb. 67).

Auch für manche Mucorineen, wie z. B. *Phycomyces nitens*, sind sekundäre Geschlechtsunterschiede der Plus- und Minusmycelien angegeben worden (BLAKESLEE, LINDNER, ORBAN, SATINA u. BLACKESLEE).

Ferner hat BAUCH bei *Ustilago violacea* f. *Dianthus deltoides* das Vorkommen von sekundären Geschlechtsmerkmalen einwandsfrei festgestellt. Das eine Geschlecht (a resp. $\gamma$) wird durch Eiweißabbauprodukte der Albumosen- und Pektonstufe, sowie Dinatriumphosphat in seinem Wachstum unterdrückt oder zum mindesten gehemmt, während das andere Geschlecht (A resp. $\alpha$) von diesen

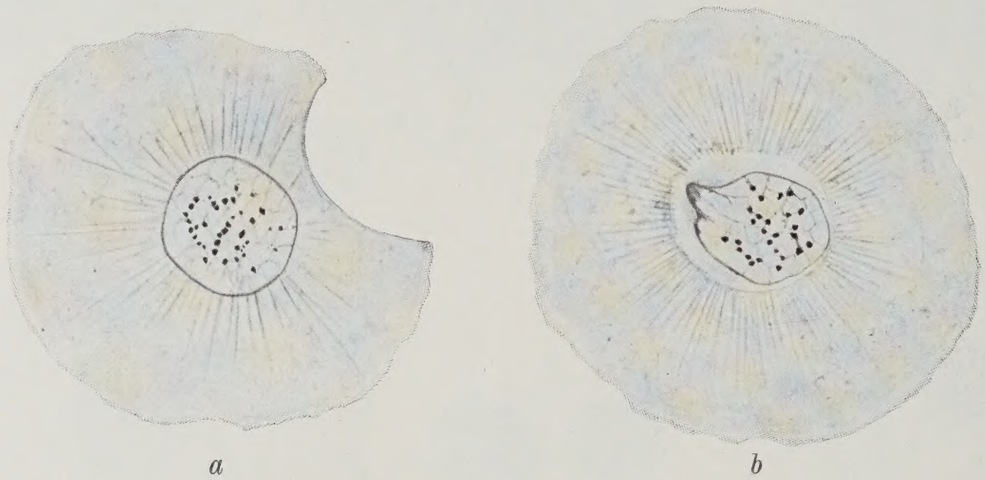
Abb. 68. *Actinophrys sol.* (Heliozoe). Physiologische Anisogamie der kopulierenden Gameten. Der ♂ Gamet bildet Pseudopodien und fließt aktiv zu dem ♀ hinüber. *a*—*c* Teilung eines Individuums in 2 Tochtertiere (Gameten), *d* die Gameten nach den Reifeteilungen, *e* Beginn der Kopulation, links ♂, rechts ♀ Gamet, *f* Zygote. Vergr. ca. 480fach. Nach BĚLAŘ 1921 aus DOFLEIN-REICHENOW 1927.

Substanzen überhaupt nicht berührt erscheint. Andererseits wird das A-Geschlecht durch vorläufig noch unbekannte Stoffe in manchen Malzaggarproben gehemmt.

Wichtiger jedoch erscheint uns der Nachweis morphologischer oder physiologischer sexueller Verschiedenheit der kopulierenden Gameten oder Gametenkerne für die Fälle von phänotypischer Geschlechtsbestimmung. Für das Sonnentierchen *Actinophrys sol*, das früher als Paradebeispiel isogamer Kopulation bei Protozoen galt, hat BĚLAŘ nachgewiesen, daß eine ausgesprochen sexuelle Verschiedenheit der morphologisch gleichen Gameten vorliegt. Hier kopulieren zwei Gameten, die Schwesterzellen sind, innerhalb einer Cyste nach der Reduktion. Dabei fließt aber der eine Gamet mittels Pseudopodien aktiv in den anderen hinüber (Abb. 68). Der erste ist natürlich als der männliche, der letzte als der weibliche aufzufassen.

Auch bei Diatomeen und zwar bei *Cymbella lanceolata*, sowie bei *Cocconeis pseudolineata* und *Nitzschia subtilis* hat Geitler in den letzten Jahren sexuelle Verschiedenheit der kopulierenden Gameten festgestellt und zwar prägt sich dieselbe sowohl darin aus, daß der männliche Gamet wie bei *Actinophrys* und den Spirogyren aktiv in den andern hinüber wandert, wie dadurch, daß häufig (wenn auch nicht immer) ein Größenunterschied zwischen den kopulierenden Gameten sich findet, wobei der männliche sich als der kleinere erweist (S. Abb. 54 S. 57 und Abb. 55 S. 58).

Ganz ähnlich liegen auch die Verhältnisse bei den isogamen Infusorien, bei denen schon seit langem der Wanderkern wegen seines aktiven Hinüberwanderns als männlicher, der stationäre Kern als weiblicher Kern angesprochen wird. Wie oben schon ausgeführt, erfolgt diese Geschlechtstrennung in Wanderkern und stationären Kern nach der Reduktion durch die dritte Mikronucleusteilung, ist also phänotypisch. Daß die aus der dritten Mikronucleusteilung hervorgegangenen beiden Kerne wirklich sexuell verschieden sind, ist vielfach bestritten worden, doch kann an der Natur des Wanderkerns als ♂



*a* *b*

Abb. 69. *Didinium nasutum* (Ciliat). Sexuelle Verschiedenheit von Wanderkern ♂ *(b)* und stationärem Kern ♀ *(a)*. Vergr. ca. 1000fach. Nach Prandtl 1906 aus Hartmann-Schilling 1917.

und der des zurückbleibenden stationären Kern als ♀ heute kein Zweifel mehr bestehen. Schon Prandtl (1906) hat bei *Didinium* gefunden, daß die Polkappen des Wanderkerns bedeutend stärker ausgebildet sind als bei dem stationären Kern (Abb. 69). Ähnliche Befunde sind auch sonst bekannt geworden. Neuerdings hat Dogiel (1925) bei der Konjugation der parasitischen Ophryoscoleciden eine Ausbildung des Wanderkerns beschrieben, die direkt an tierische Spermien erinnert, da die Wanderkerne hier mit langen schwanzartigen Anhängen ausgestattet sind (Abb. 70). Bei der Konjugation von *Cycloposthium bipalmatum* kommt es nicht zu einer Plasmaverschmelzung, sondern es werden nur die Mundränder aneinandergepreßt. Die männlichen Kerne (Spermien) wandern durch die Mundöffnung ihrer Mutterzelle heraus, treten in die Mund- und Schlundöffnung des andern Konjuganten über und gelangen weiterhin aktiv durch den Schlund auf dem Umweg durch das Protoplasma zu dem weiblichen Kern des andern Konjuganten (Abb. 70). Die Übereinstimmung mit den Spermien ist hier zu auffallend, als daß die männliche Natur der Wanderkerne noch in Zweifel gezogen werden könnte.

Gegen die sexuelle Verschiedenheit von Wander- und stationärem Kern hat nun Richard Hertwig, dem sich G. Hertwig angeschlossen hat, den Einwand erhoben, daß bei den heterogamen Infusorien nach den Untersuchungen

von Popoff auch eine Verschmelzung der beiden stationären oder beiden Wanderkerne vorkommen könne. Abgesehen davon, daß die cytologischen Befunde Popoffs, auf die sich R. Hertwig beruft, zur Begründung dieser Angabe nicht genügen, ist dieser Einwand durch das, was oben (S. 21) über die phänotypische

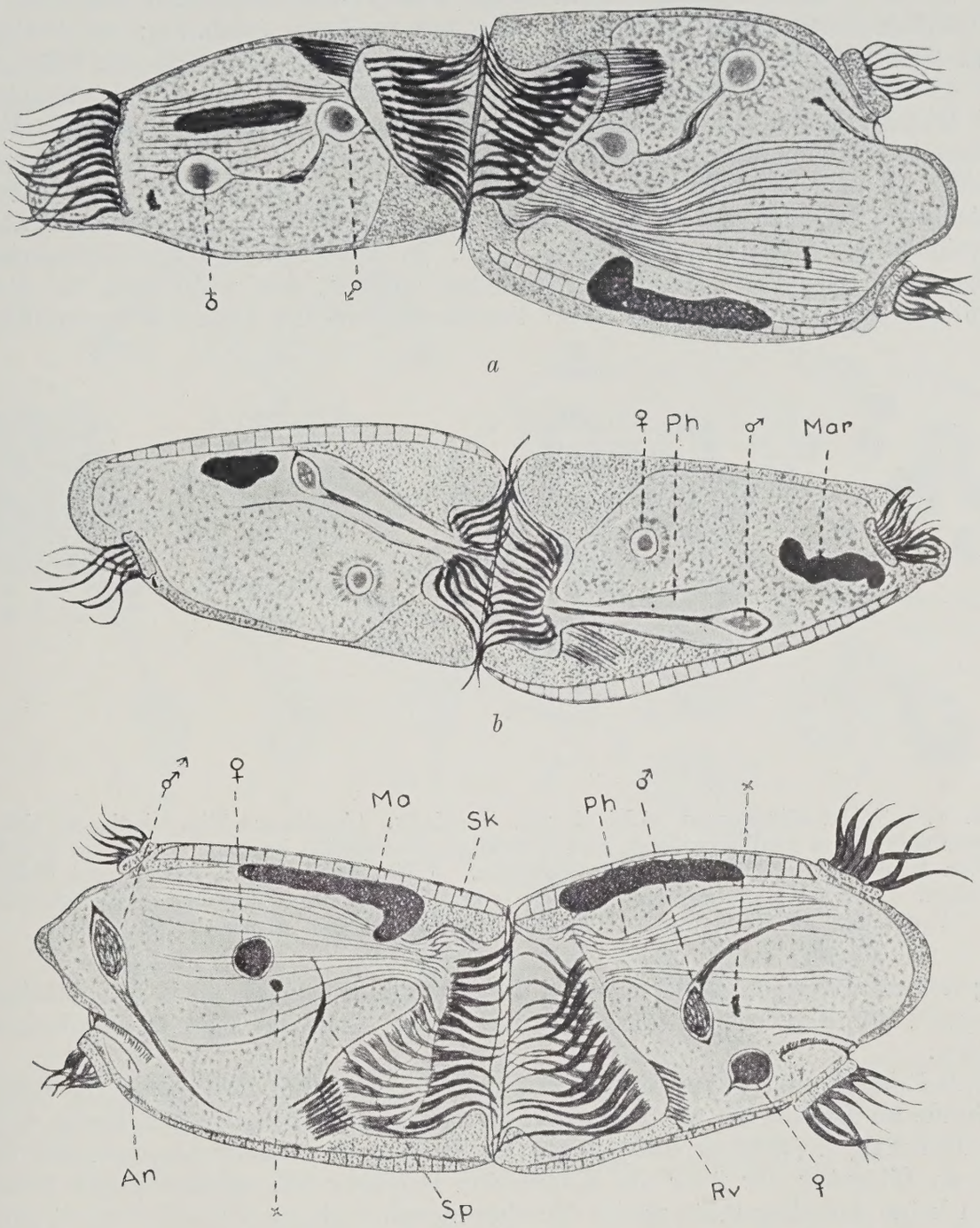



Abb. 70. Befruchtung von *Cycloposthium bipalmatum* (Ciliat). *a* Dritte Mikronucleusteilung in ♂ und ♀ Tochterkerne. *b* und *c* Das Überwandern der ♂ Kerne durch die Mundöffnung des Partners. ♂ Kerne mit plasmatischem Schwanzanhang. *An* After, *Mar* Makronucleusrest, *Mo* Makronucleus, *Ph* Schlund. Imm. 2 mm Komp. Oc. 4. Nach Dogiel 1925.

Geschlechtsbestimmung der heterogamen Infusorien ausgeführt ist, hinfällig. Bei ihnen ist ja die phänotypische Geschlechtsbestimmung von der Haplophase auf die Diplophase verschoben und so hat die Unterscheidung in Wanderkern und stationären Kern hier überhaupt keine sexuelle Bedeutung mehr. Morpho-

logische Unterschiede an den Tochterkernen der dritten Mikronucleusteilung, wie bei den Infusorien mit isogamer Konjugation sind hier auch nicht beobachtet worden. Die dritte Mikronucleusteilung ist nur ein Relikt, das die Ableitung dieses Befruchtungstypus von der isogamen Konjugation erweist.

Auch bei Amöbosporidien ist in einigen Fällen (Actinomyxidien) eine sexuelle Verschiedenheit der kopulierenden Gameten erwiesen (Abb. 71); im übrigen sind diese Befruchtungsvorgänge aber sehr ungenau und unvollständig bekannt.

Bei Protozoen ist somit, wenn wir von den wenig bekannten Befruchtungen bei Myxosporidien und verwandten Formen absehen, heute nur noch ein Fall bekannt, bei dem man von strenger Isogamie sprechen könnte, die *Amöba diploidea*. Nachdem sich jedoch gezeigt hat, daß alle Formen, denen man früher gleichfalls Isogamie zuschrieb, vielfach morphologisch, zum mindesten aber physiologisch getrenntgeschlechtlich sind, ja zum Teil bei morphologischer Isogamie genotypische Geschlechtstrennung vorliegt, darf wohl auch für diese Amöbe eine physiologische sexuelle Verschiedenheit der Gameten mutmaßlich

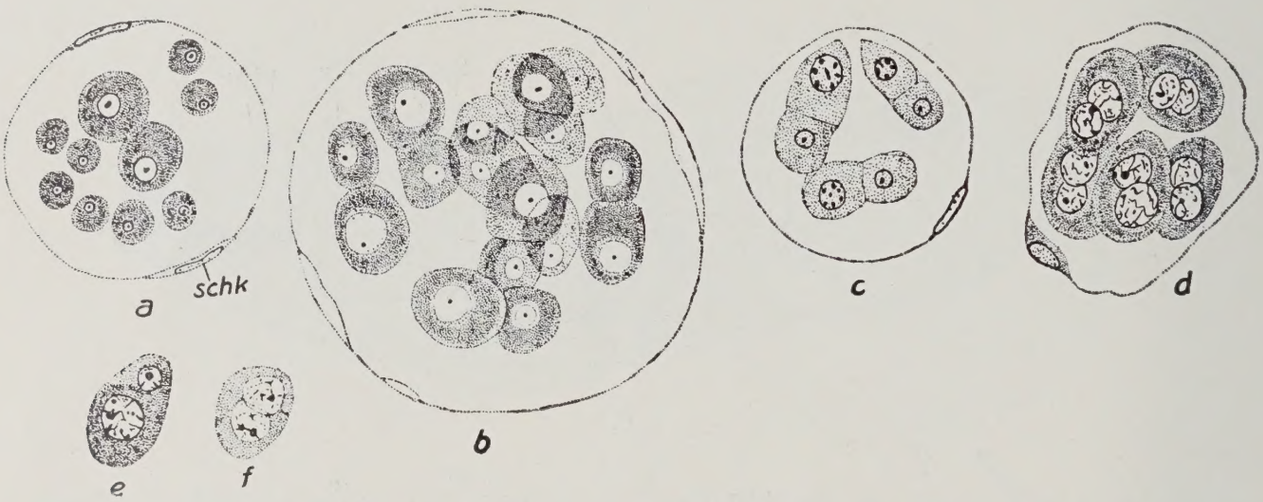



Abb. 71. *Sphaeractinomyxon stolci* Caull. u. Mesn. (Amöbosporidia, Actinomyxidia). Sporenbildung. *a* 8 Mikrogameten und 2 Makrogametoblasten im Innern des von 2 reduzierten Hüllzellen umschlossenen Plasmodiums. *b* Kopulation der 8 Mikro- und Makrogameten. *c* und *d* Kopulation der Gameten. *e* und *f* Zygoten mit verschmelzenden Kernen. Vergr. ca. 1150fach. Nach Caullery und Mesnil 1905 aus Hartmann 1923.

angenommen werden, wenn auch bei der Zusammengeschobenheit der einzelnen Etappen des Befruchtungsvorganges hier kaum Aussicht besteht, sie nachzuweisen.

Bei den Algen liegen die Dinge ähnlich wie bei den Protisten. Die neuen Befunde an Diatomeen wurden schon erwähnt. Für Grünalgen, teilweise auch für Braunalgen (Ectocarpales) liegen nun in großer Anzahl Angaben aus der älteren Literatur vor über die Kopulation isogamer Planogameten, die bisher noch keine Anhaltspunkte weder für eine morphologische Verschiedenheit noch für eine Verschiedenheit im Verhalten der Gameten anzunehmen gestatten. Und doch sprechen auch hier alle neueren Erfahrungen dafür, daß echte Sexualunterschiede dabei vorhanden sind. Zunächst sei noch einmal an den Nachweis genotypischer Verschiedenheit bei den isogamen Volvocineen *Gonium* und *Chlorogonium* erinnert. Diese genotypische Verschiedenheit dürfte aber viel weiter verbreitet sein, wie unsere früheren Ausführungen schon nahe gelegt haben (*Monostroma, Enteromorpha, Chaetomorpha, Cladophora*). Aber auch bei Algen mit phänotypischer Geschlechtsbestimmung scheint ein geschlechtlich verschiedenes Verhalten der gleichgestalteten Gameten weit verbreitet.

Ein solches verschiedenes Verhalten von Isogameten bei der Kopulation ist zuerst von BERTHOLD (1882), später von OLTMANNS (1899) für *Ectocarpus siliculosus* festgestellt worden, das HARTMANN (1925) bestätigt und ergänzt hat, die sog. Kranz- oder Gruppenbildung (Abb. 72). Die ♀ Gameten verlieren eher ihre Beweglichkeit als die ♂, setzen sich fest und ziehen ihre Geißeln ein. Setzt man ♂ Gameten dazu, so umschwärmen diese in großer Anzahl eine festsitzende ♀ Gamete wie Spermien ein tierisches Ei. Sind beim Zusammenbringen der beiden Gametensorten die weiblichen Gameten noch beweglich, so werden sie

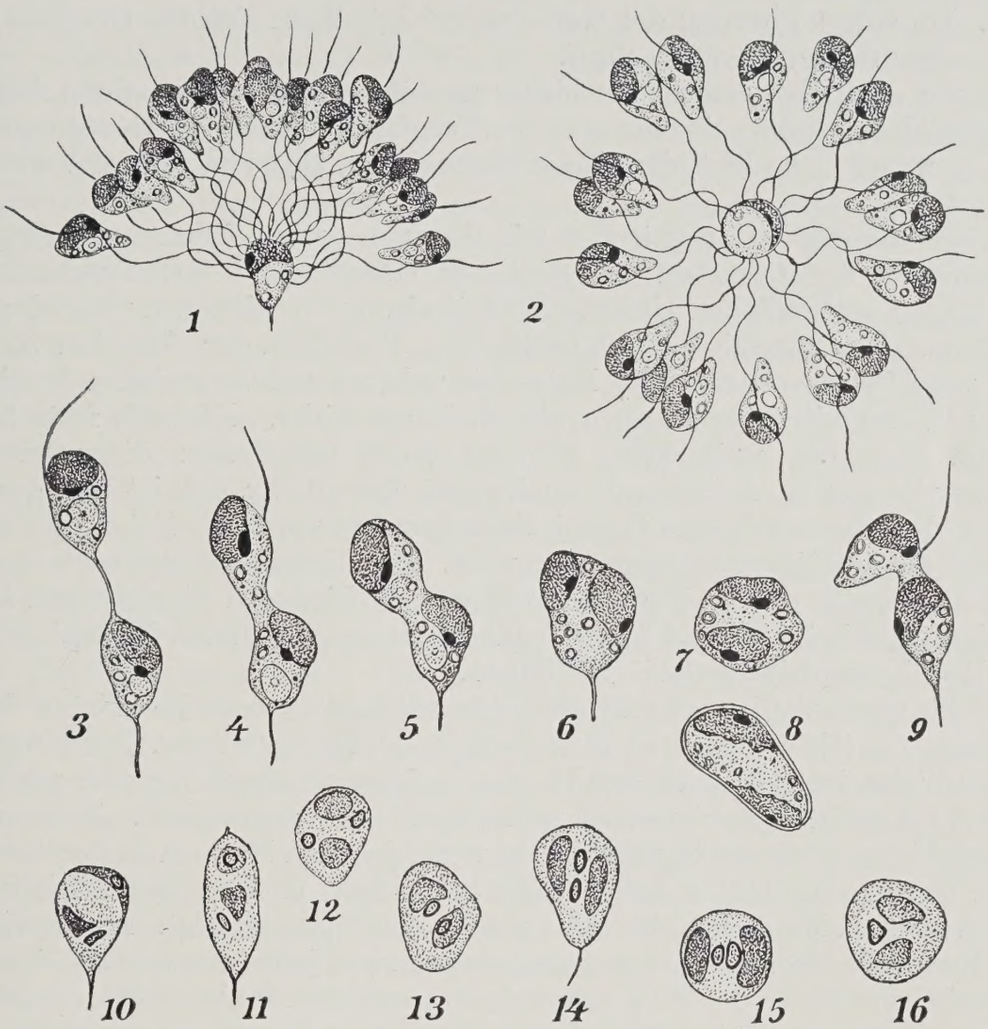



Abb. 72. *Ectocarpus siliculosus* (Braunalge). Kopulation der Gameten. 1—9 Nach dem Leben. 10—16 nach gefärbtem Material. 1 und 2 Befruchtungsgruppe von der Seite (1) und von oben (2) gesehen. 3—9 Verschmelzung der Gameten. 10 und 11 einzelne Gameten. 12—15 Zygoten mit den beiden Chromatophoren und Kernen. 16 Zygote mit Kopulationskern. Nach BERTHOLD 1882 und OLTMANNS 1899 aus HARTMANN 1927.

zum Teil durch das Zusammenbringen mit ♂ zum Festsetzen veranlaßt. Nach der Gruppenbildung nähert sich einer der ♂ Gameten dem festsitzenden ♀ und verschmilzt mit ihm, während die übrigen ♂ bald darauf die nun befruchtete Zygote verlassen.

Diese Erscheinung ist viel weiter verbreitet als bisher bekannt war, wenn sie auch bei anderen Arten vielfach nicht so deutlich in Erscheinung tritt. Ich habe sie zunächst bei *Acetabularia* (unveröff.) gefunden; im Gegensatz zu *Ectocarpus* ist sie hier aber nur in den ersten Minuten nach dem Zusammenbringen der beiden Gametensorten zu beobachten, und die weiblichen Gameten

setzen sich nicht fest, sondern behalten ihre Geißel und schwimmen, umgeben von einem Kranz männlicher Gameten, herum. Sofort nach der Vereinigung eines der männlichen Gameten mit dem weiblichen löst sich der Schwarm auf und man sieht dann nur mehr das herumschwimmende kopulierende Paar. Genau dasselbe Verhalten konnten HARTMANN für zwei *Enteromorpha*-Arten und eine *Chaetomorpha*-Art und FÖYN für *Cladophora pellucida* in Teneriffa, HÄMMERLING für *Ulva latissima* in Neapel feststellen (unveröff.). Im extremsten Fall ist dabei eine Gruppenbildung nur im Moment des Zusammensetzens der männlichen und weiblichen Gameten zu beobachten *(Chaetomorpha, Cladophora)*. Da sofort Paarung der Gameten erfolgt, lösen sich die Gruppen innerhalb weniger Sekunden wieder auf.

Da wir somit bei sämtlichen bisher geprüften isogamen marinen Algen die Gruppenbildung und somit eine sexuelle Verschiedenheit im Verhalten gefunden haben, so zweifle ich nicht, daß dieser Erscheinung eine viel weitere Verbreitung zukommt.

Bei der Gruppenbildung treffen wir also genau wie bei den morphologischen Unterschieden der Gameten auf gleitende Übergänge bei den verschiedenen Arten bis zur schließlichen Unkenntlichkeit eines verschiedenen physiologischen Verhaltens. Das verschiedene physiologische Verhalten der Gameten von *Ectocarpus* wird jeder vorurteilslose Betrachter als sexuell verschieden bezeichnen, wie das in der Literatur ja auch allgemein geschieht. Die sich festsetzenden Gameten sind die weiblichen, die sie umschwärmenden die männlichen, genau so wie das bei Anisogamie auch sonst überall der Fall ist und genau so, wie auch der überwandernde Gamet einer *Spirogyra* als männlicher, der zurückbleibende als weiblicher angesprochen wird. Bei dieser Sachlage muß man aber auch dort, wo das gleiche Verhalten nur in verschiedenen Abstufungen fast bis zur Unkenntlichkeit sich findet, den beiden Gametensorten den Charakter echter sexueller Verschiedenheit zubilligen.

Die bis heute vorliegenden Beobachtungen über die sexuellen Unterschiede ♂ und ♀ Gameten (Größe, Reservestoffe, Bewegung, Verhalten usw.) berechtigen uns in keiner Weise, irgendeinen dieser Unterschiede morphologischer oder physiologischer Art als allein charakteristisch und wesentlich anzusprechen. Jedes einzelne Unterscheidungsmerkmal treffen wir bei verschiedenen Formen in deutlich abgestuftem Grade ausgebildet und können feststellen, daß es schließlich bei verwandten anderen Formen nicht mehr zur Beobachtung gelangt. Da aber keinem dieser Merkmale ein Vorzug eingeräumt werden und jedes einzelne für sich fehlen kann, wobei aber durch das Vorhandensein eines anderen Merkmals der Geschlechtsunterschied immer noch äußerlich feststellbar ist, so besagt es auch nichts, wenn schließlich alle mit unseren bisherigen Mitteln erfaßbaren Unterschiede des Geschlechts verschwunden sind und bei genotypischer wie bei phänotypischer Geschlechtsbestimmung schließlich nur die Fähigkeit, miteinander zu kopulieren oder nicht, als das einzig feststellbare Anzeichen einer sexuellen Gleichheit oder Verschiedenheit übrigbleibt. Alle morphologischen und physiologischen Unterschiede, auch dort, wo man mit aller Sicherheit von männlichen und weiblichen Gameten sprechen kann und darf, können uns somit bis jetzt keine Auskunft darüber geben, worin das Wesen der sexuellen Differenzierung beruht. Alles Phänotypische morphologischer und physiologischer Art, das feststellbar ist, ist nur Anzeichen einer unbekannten, inneren Wesensverschiedenheit, eben des sexuellen Unterschiedes. In den Erscheinungen der Sexualität handelt es sich offenbar um ein im ganzen Organismenreich einheitliches durchgängiges Prinzip, und es geht nicht an, irgendein Merkmal als ♀ und ♂ zu halten, andere nicht und damit an irgendeiner Stelle

eine Grenze zu ziehen und von dort an die kopulierenden Gameten nicht als sexuell verschieden im selben Sinne zu betrachten, wie wir das von den höheren Organismen gewohnt sind, sondern nur von Unterschieden in den kopulationsbedingenden Faktoren (KNIEP 1928) zu sprechen. Schon allein die Tatsache, daß überall (auch bei Isogamie) nur zwei Sorten von Gameten (Geschlechter) unterschieden werden können (scheinbare Ausnahmen finden in anderer Weise ihre Erklärung, wie sich später zeigen wird), spricht gegen die Annahme von kopulationsbedingenden Faktoren, da sonst eine viel größere Variabilität der Kopulationserscheinungen isogamer Formen zu erwarten wäre. Wenn nicht zwingende experimentelle Gründe vorliegen (und diese können höchstens für den Fall experimentell ausgelöster Kopulationen zwischen Gameten gleichen Geschlechts bei den *Dasycladus*-Versuchen von JOLLOS (s. unten S. 91) in Anspruch genommen werden), dann bedeutet es eine unnötige Komplikation, besondere kopulationsbedingende Faktoren außer den eigentlichen Sexualitätsunterschieden (geschlechtliche Tendenz) anzunehmen. Eine verschiedene geschlechtliche Tendenz bedingt wohl ohne weiteres die Kopulation. Ganz besonders gilt das für isogame Formen, die genotypisch haploheterözisch sind, wie *Gonium* oder *Chlorogonium*. KNIEP (1928) ist zwar der Meinung, daß wir die nachgewiesene physiologische Verschiedenheit in diesen Fällen auf nichts anderes beziehen können als auf kopulationsbedingende Faktoren. Zu einem solchen Schluß liegt aber nicht nur keine Notwendigkeit vor, vielmehr scheint mir alles direkt dafür zu sprechen, daß hier genau das gleiche vorliegt, wie bei jeder mit Anisogamie verknüpften genotypischen Geschlechtstrennung, nämlich die Schaffung einer sexuell verschiedenen Tendenz. KNIEP ist genötigt, bloß aus nicht zwingenden phylogenetischen Überlegungen heraus[1]), dasselbe Geschehen, die haplogenotypische Geschlechtstrennung, die ja bei anisogamen Moosen, Thallophyten und Protozoen in gleicher Weise vorkommt, ganz verschieden zu beurteilen, wenn sie sich bei isogamen verwandten Thallophyten findet. Die genotypische Geschlechtsbestimmung von *Eudorina* wäre nach dieser Ansicht etwas prinzipiell anderes als die „Geschlechtstrennung" bei dem nahverwandten *Gonium*, obwohl sie in genau derselben Weise erfolgt. Diese Zerreißung eines einheitlichen Geschehens ist durch die Tatsachen nicht geboten, die Tatsachen sprechen vielmehr dagegen. Mir scheint die Annahme viel berechtigter, daß die Sexualität, d. h. die Fähigkeit, in doppelter Weise, entweder männlich oder weiblich sich zu entfalten, eine allgemeine Erscheinung der Lebewesen ist, da alle Gesetzmäßigkeiten des sexuellen Geschehens, die in den letzten Jahrzehnten bekannt geworden sind, einheitlich für isogame wie anisogame Formen gelten.

1) Der Hauptgrund für die Annahme von KNIEP ist phylogenetischer Natur, wie schon oben angedeutet. Er schreibt (1928 S. 466) „Die phylogenetische Entwicklung ist aber wohl so vor sich gegangen, daß ursprünglich nur Kopulationsfaktoren vorhanden waren, so beschaffen, daß Gameten, die den gleichen Faktor enthalten, gegen einander indifferent sind, und die Anziehung und Verschmelzung durch das Zusammenwirken mindestens zweier verschiedener Faktoren bewirkt wird. Auf dieser Basis hat sich dann die Anisogamie entwickelt, indem Faktoren, welche die geschlechtliche Differenzierung bedingen, mit den kopulationsbedingenden Faktoren verkettet werden". Nach KNIEP besteht ferner kein Zweifel, daß die sexuelle Fortpflanzung polyphyletisch entstanden ist. Die Voraussetzungen dieser Argumentationen scheinen mir jedoch unbegründet. Zugeben kann ich nur, daß die Isogamie die primitivste Art der sexuellen Fortpflanzung ist und sie sich polyphyletisch zur Anisogamie entwickelt habe. Wo gibt es aber eine Erscheinung, die zu dem Schluß berechtigt, daß die „sexuelle" Fortpflanzung als solche polyphyletisch entstanden sei und nicht nur die Anisogamie und Oogamie? —

## III. Beweise für die gemischtgeschlechtliche Potenz der differenzierten Geschlechtsindividuen und Geschlechtszellen

Im ersten Teil wurde bei den zusammenfassenden Formulierungen der verschiedenen Typen der Geschlechtsbestimmung ganz allgemein (für alle Typen) von der Annahme ausgegangen, daß jedes differenzierte Geschlecht inklusive der Geschlechtszellen selbst (sei die Geschlechtsbestimmung phänotypisch oder genotypisch erfolgt), stets auch die Potenzen des entgegengesetzten Geschlechtes enthält. Die Gültigkeit dieser These, die wohl von Bütschli (1888) und Schaudinn (1905) zuerst ausgesprochen, jedoch erstmalig von Correns (1907, 1913) genauer ausgeführt und begründet wurde, ist für die höheren Pflanzen und Metazoen heute wohl so fest fundiert, daß sie allgemeine Anerkennung hat. Hier muß nur noch geprüft werden, ob diese These auch für die Protisten und Thallophyten zurecht besteht.

In der Tat liegen für Protozoen und Thallophyten eine Reihe von Erfahrungen und Versuchen vor, die zeigen, daß dieser Satz auch für die niederen Organismen (und zwar nicht nur für diploide, sondern auch für haploide Generationen) gilt, wie das nach den Erfahrungen bei höheren Pflanzen und Tieren nicht anders zu erwarten war. Wir beginnen mit diploiden Protozoen.

Bei dem Sonnetierchen *Actinophrys sol* erfolgt die Geschlechtstrennung phänotypisch durch die Teilung einer sich encystierenden Zelle in zwei Gamonten und zwar vor der Reduktionsteilung im diploiden Zustand. Die daraus entstehenden haploiden Gameten gelangen nun öfters nicht zur normalen Kopulation, sondern encystieren sich gesondert (Parthenogenese oder Azygotenbildung). Bělař (1922) vermochte nun solche Zygoten zur Entwicklung zu bringen, wobei sich herausstellte, daß die aus isolierten Azygoten gewonnenen Kulturen (Klone) wieder die normale Differenzierung in männliche und weibliche Gameten aufwiesen, wenn die Bedingungen für die Encystierung und Sexualität hergestellt wurden. Die haploiden Einzeller waren allerdings in diesen Kulturen auf unbekanntem Wege wieder diploid geworden, vermutlich durch Unterdrückung einer Kernteilung nach der Chromosomenteilung. Dadurch wird natürlich nichts an dem Resultat geändert, daß die haploiden männlichen und weiblichen Gameten die Potenzen der beiden Geschlechter enthalten.

Versuche von Fr. von Wettstein (1920) an der wohl sicher haploiden *Vaucheria hamata* ergaben das gleiche Resultat. Durch Parthenogenese auslösende Mittel gelang es ihm, Geschlechtszellen, und zwar sowohl Oogone als auch Antheridien, ohne Befruchtung zur Entwicklung zu bringen. An den daraus entstandenen Regeneraten traten dann wieder normale männliche und weibliche Geschlechtsorgane auf (Abb. 73). Sowohl die männlich wie weiblich differenzierten Geschlechtszellen bilden also wieder beiderlei Geschlechter, enthalten somit die Anlagen zur Erzeugung beider Geschlechter.

Da teilweise bestritten wurde, daß die Oogonien- resp. Antheridienanlagen von *Vaucheria* nur einen Kern enthalten, und in diesem Falle die Regeneration resp. Entwicklung nicht von der fertigen weiblichen Gamete ausginge, so könnte man einwenden, daß die (hier ja phänotypische) Geschlechtstrennung noch nicht ganz erfolgt wäre, und somit nur der gemischtgeschlechtliche Zustand auch noch bei der ersten Anlage der Sexualorgane weiter bestünde.

Derartige Einwände sind bei Zuchtversuchen mit dem scharf haploheteröcischen *Ectocarpus siliculosus* unmöglich. Sowohl männliche wie weibliche Ga-

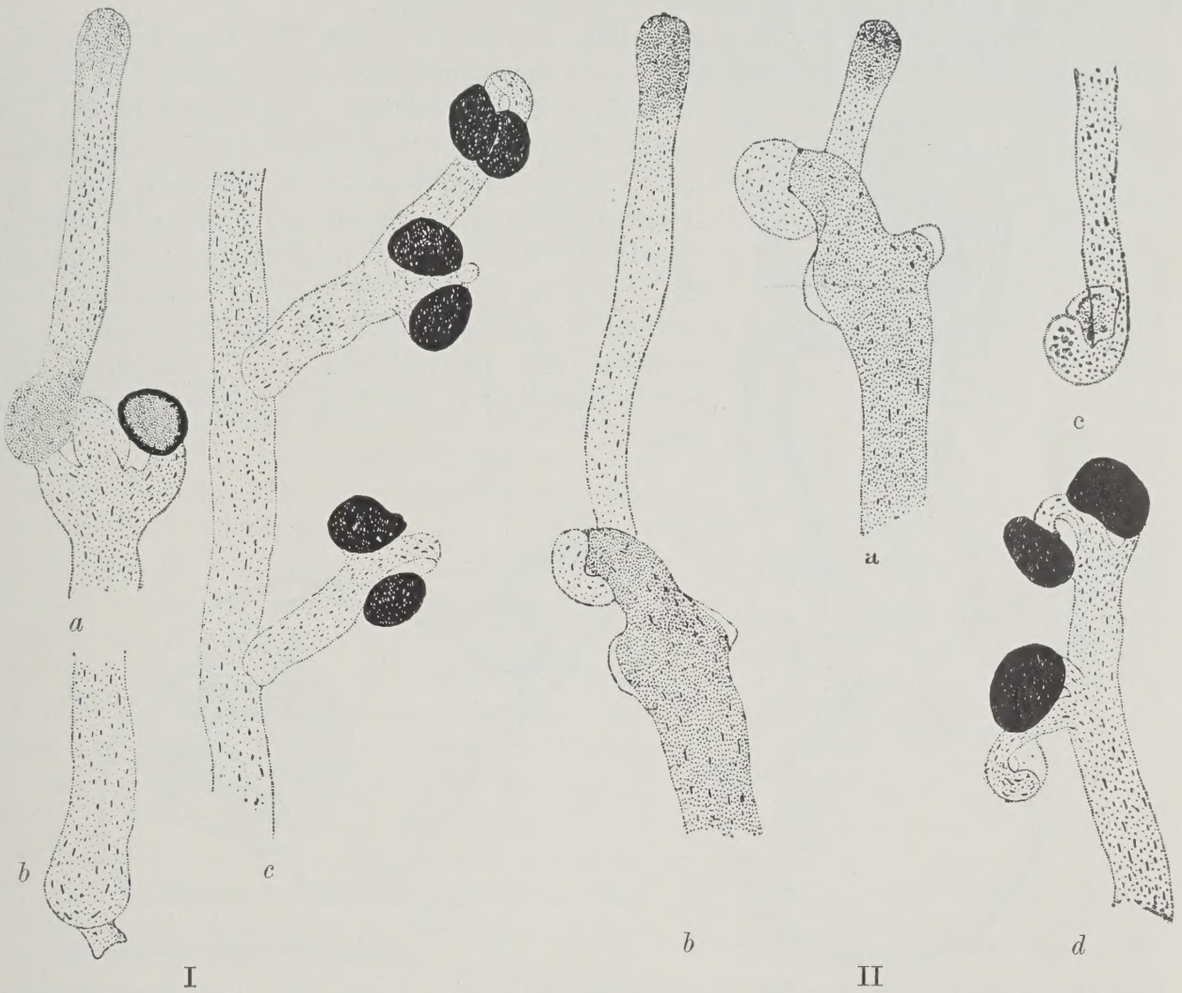



Abb. 73. *Vaucheria hamata* Vauch (Grünalge) I. Oogonium-Regenerat. *a* Zwei Tage alter Faden, rechts ein absterbendes Oogon, in der Mitte ein Antheridium. *b* Basalteil eines ausgewachsenen Regenerats. *c* Ausgewachsenes Regenerat mit männlichem und weiblichem Sexualorgan. II. Antheridium-Regenerate. *a* 3 Tage nach dem Anstich. *b* 5 Tage nach dem Anstich. *c* und *d* 19 Tage nach dem Anstich. *c* Basalteil. *d* mit männlichen und weiblichen Sexualorganen. Vergr. 80fach. Nach F. von Wettstein 1920.

meten dieser in Neapel getrenntgeschlechtlichen Braunalge vermögen sich ohne Kopulation parthenogenetisch zu entwickeln, wenn sie isoliert gehalten werden, wie schon Berthold gefunden hat. In einer Kultur, die aus zahlreichen männlichen parthenogenetischen Gameten gezogen worden war, konnte nun das Auftreten von männlichen und weiblichen Gameten und normale Kopulation unter Gruppenbildung festgestellt werden (unveröff.). Hier haben also die haploiden männlichen Gameten wieder die beiden Geschlechter hervorgebracht.

Auch die früher erwähnten Versuche von Czurda an *Spirogyra weberi* zeigen dasselbe, wenn hier auch nicht von differenzierten Gameten, sondern

von bei der Kopulation übriggebliebenen vegetativen Zellen der männlichen resp. weiblichen Fäden ausgegangen war.

Besonders eindringlich zeigen Beobachtungen bei der Bildung der Geschlechtszellen mancher Saprolegniaceen, daß hier jedes Geschlecht zugleich die Potenzen des anderen enthält. So zeigt die Abb. 74a wie aus einem Oogonium ein Antheridienschlauch ausgewachsen ist und Abb. 74b umgekehrt wie ein Antheridienschlauch an der Spitze fortwächst und zu einem Oogonium angeschwollen ist. Bei *Saprolegnia paradoxa* finden sich bei dem in Abb. 75 wiedergegebenen Fall direkt Eier in Antheridienschläuchen.

Übereinstimmend ergeben alle diese Beobachtungen und Versuche mithin das gleiche Resultat, daß bei diplo- wie haplosynöcischen wie auch bei haploheteröcischen Protisten und Thallophyten mit phänotypischer Geschlechtsbestimmung nicht nur die Geschlechtspflanzen, sondern auch die Geschlechtsorgane (Oogonien und Antheridien), sowie die haploiden Gameten selbst die Fähigkeit haben, die Eigenschaften des anderen Geschlechts aus sich hervorgehen zu lassen, also sowohl die männlichen wie weiblichen Geschlechtsanlagen oder Geschlechtspotenzen besitzen.

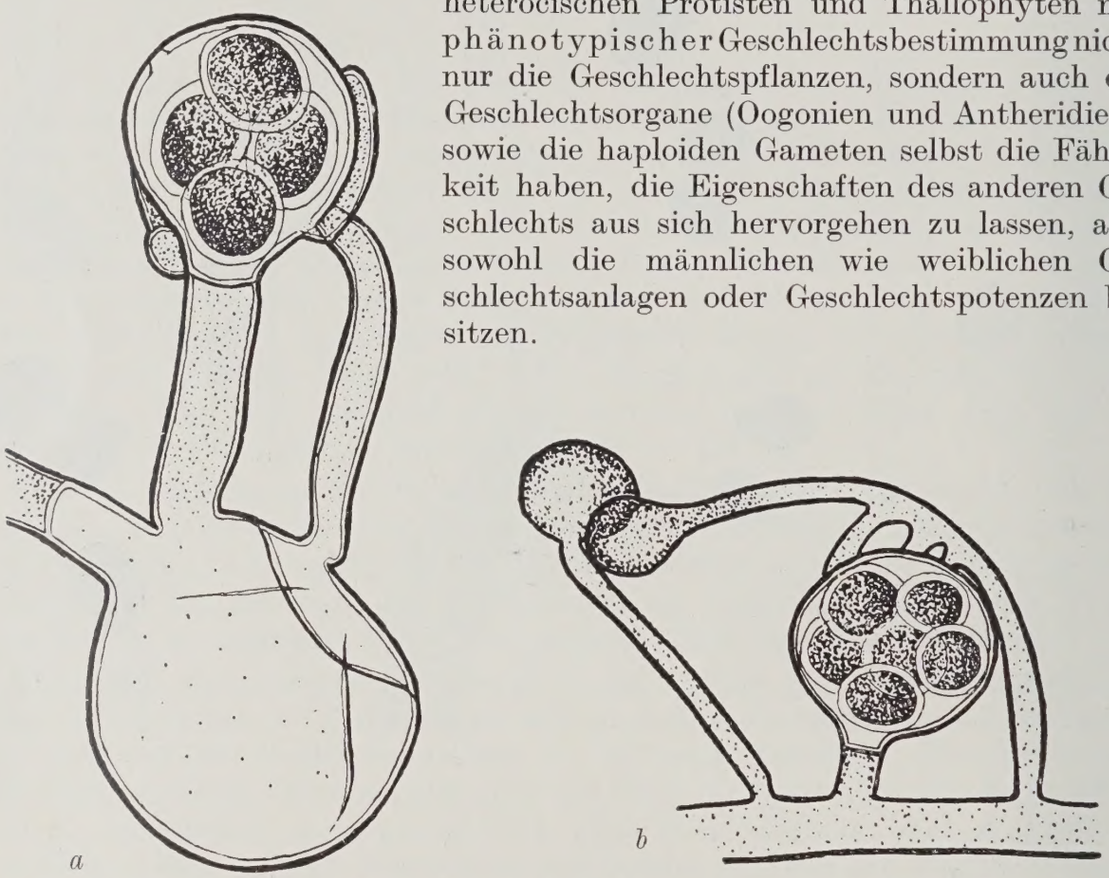



Abb. 74. *Achlya amreivana* (Oomycet, Saprolegniacee). *a* aus einem Oogonium sprossen ein Oogonium und Antheridialschlauch. *b* Antheridienschläuche am Ende zu Oogonien angeschwollen. Nach Humphrey 1892.

Es fragt sich nun, ob auch bei genotypischer, und zwar bei haplogenotypischer Geschlechtsbestimmung, die Richtigkeit dieses Satzes zutrifft. Nachdem für die haploiden Gameten der getrenntgeschlechtlichen diploiden Pflanzen und Tiere das Vorhandensein der beiderlei sexuellen Potenzen nachgewiesen ist (Correns, Goldschmidt), ist es natürlich äußerst wahrscheinlich, daß dies auch bei haplogenotypischer Geschlechtsbestimmung für die Haplophasen und Gameten gilt, und somit eine allgemeine Gesetzlichkeit im Sexualverhalten aller Lebewesen sich hierin kundgibt. Das experimentelle Beweismaterial für Fälle mit haplogenotypischer Geschlechtsbestimmung ist allerdings recht spärlich, und die wenigen Fälle sind teilweise nicht ganz klar, vor allem sind gewisse Voraussetzungen nicht vollkommen gesichert.

Hier läßt sich zunächst der schon früher berichtete Zuchtversuch von Sauvageau mit unbefruchteten weiblichen Gameten von *Cutleria adspersa*

anführen. Neben etwa 50% *Aglaozonia*-Pflanzen traten in dieser Zucht im Aquarium auch weibliche wie männliche *Cutleria*-Pflanzen auf. Wenn hier sicher Befruchtungen ausgeschlossen waren, was aber, wie KNIEP (1928, S. 107) näher ausführt, vielleicht nicht absolut sicher ist, so zeigt dieses Ergebnis, daß auch bei genotypischer Geschlechtstrennung die Gameten des einen Geschlechts, in diesem Falle des weiblichen, die Potenzen des anderen, männlichen, enthalten.

Ein Beweis für die doppeltgeschlechtliche Potenz bei genotypisch sexuell differenzierten haploiden Formen kann in einem Versuchsergebnis von COUSCH (1927) an der Saprolegniacee *Dictyuchus* erblickt werden. Diese Art ist, wie oben geschildert, diöcisch. Es finden sich männliche und weibliche Stämme. Ein Stamm N unterschied sich nun von allen übrigen dadurch, daß er auch allein, d. h. ohne gleichzeitige Aussaat eines männlichen Mycels Oogonien bildete, die ohne Befruchtung reife, keimfähige Eier lieferten. Mit dem männlichen Stamm 33c kombiniert, regte er diesen in normaler Weise zur Antheridienbildung an. Bei Kombination mit dem stark[1]) weiblichen Stamm A bildeten beide Mycelien Oogonien, die Mycelien von N aber merkwürdigerweise außerdem Antheridien, die sich an die Oogonien von A anlegten und sie zu einer normalen Eibildung veranlaßten. KNIEP spricht hier von versteckter Monöcie. Meiner Meinung nach ist es richtiger zu sagen, daß hier die männlichen Potenzen in einem weiblichen Mycel durch einen haploiden Stamm von stärkerer weiblicher Tendenz aktiviert werden. Wir kommen auf diesen Fall bei der Besprechung der relativen Sexualität nochmals zurück. Jedenfalls zeigt das Versuchsergebnis, daß bei *Dictyuchus* beide Potenzen, männliche und weibliche, auch in einem sonst genotypisch weiblichen Stamm vorhanden sind.

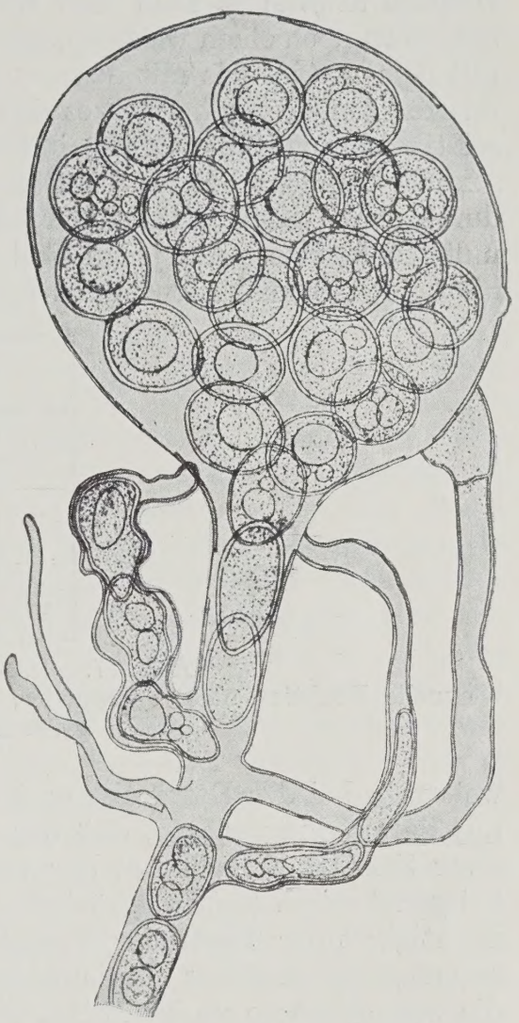


Abb. 75. *Saprolegnia paradoxa* (Oomycet, Saprolegniacee). Eier in Antheridialschläuchen. Nach MAURIZIO 1899.

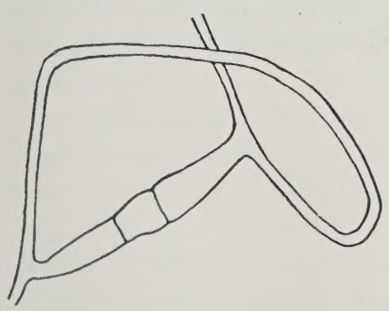


Abb. 76. *Rhizopus nigricans* (Mucorinee). Autogame Kopulation bei einer sonst haplogenotypisch getrenntgeschlechtlichen Art. Nach MCCORMICK 1911.

Ein weiterer Fall, der die doppelte sexuelle Potenz genotypisch getrenntgeschlechtlicher Haplonten erweist, liegt in der Beobachtung von MCCORMICK (1911) vor, der für die haplogenotypisch heterözische Mucorinee *Rhizopus nigricans* autogame Kopulation zwischen verschiedenen Ästen desselben Mycels angegeben hat (Abb. 76). BLAKESLEE (1921) zieht zwar diese Angabe in Zweifel, doch besteht wenigstens theoretisch kein Grund, das von MCCORMICK gegebene Bild für falsch zu halten.

1) Näheres über die Unterscheidung starker und schwacher sexueller Stämme von *Dictyuchus* siehe später S. 95.

Schließlich läßt sich noch ein vierter Fall als Beweis für die doppelte geschlechtliche Potenz isogamer Haplonten mit genotypischer Geschlechtstrennung anführen, und zwar von dem Brandpilz *Ustilago longissima*. Die *Ustilago*-Arten sind, wie schon oben mitgeteilt, haplogenotypisch getrenntgeschlechtlich. Bei *Ustilago longissima* fand nun Bauch außer den normalen + (A)- und — (a)-Stämmen noch einen weiteren, genotypisch verschiedenen Stamm $A_1$, der sowohl mit dem + (A)- wie mit dem — (a)-Stamm Kopulationen gab (Abb. 77). Nach unserer Auffassung handelt es sich hier um einen Fall von genotypisch bedingter relativer Sexualität (s. unten), indem der Stamm $A_1$ eine schwächere (oder stärkere) sexuelle Tendenz hat als der Stamm A, so daß die entgegengesetzten Potenzen durch den A-Stamm aktiv werden können und er auch mit dem A-Stamm kopulieren konnte. Auf jeden Fall beweist auch dieser Fall, daß der Stamm $A_1$ die beiden Sexualpotenzen enthalten muß. Auch dieser Fall wird uns noch

| | A<br>$\alpha$ | a<br>$\gamma$ | $A_1$<br>$\alpha_1$ |
|---|---|---|---|
| A ($\alpha$) | — | + | + |
| a ($\gamma$) | + | — | + |
| $A_1$ ($\alpha_1$) | + | + | — |

Abb. 77. *Ustilago longissima* (Brandpilz).
Sexuelle Reaktion eines $\alpha$-Stammes, der mit beiden Geschlechtern, $\alpha$ und $\gamma$ kopuliert.
Nach Bruno Bauch 1923.

weiterhin bei der Besprechung der relativen Sexualität beschäftigen. Hier sei nur darauf hingewiesen, daß der sichere Nachweis des Vorkommens von relativer Sexualität nach Art der von *Ectocarpus siliculosus* (s. unten S. 87 u. f.) bei genotypisch haploheteröcischen Organismen zugleich ein Beweis für die Richtigkeit der These der doppelt geschlechtlichen Potenzen genotypisch getrenntgeschlechtlicher Haplophasen darstellen würde. Auf einige weitere Fälle, die vermutlich so zu beurteilen sind, werden wir im nächsten Kapitel bei der Behandlung der Frage der relativen Sexualität noch zu sprechen kommen; die beiden eben referierten Fälle von *Ustilago* und vor allem der von *Dictyuchus* lassen aber heute schon kaum eine andere Deutung zu als die, daß hier in dem genotypisch festgelegten einen Geschlecht zugleich die Potenzen des anderen enthalten sind. Wenn man mit Kniep in dem Fall von *Dictyuchus* von versteckter Monöcie, bei *Ustilago* von einem multiplen Allelomorphen $A_1$ des Geschlechtes A spricht, so sind das ja nur andere Bezeichnungsweisen derselben Sache.

# IV. Die relative Sexualität der Algen und Pilze

Die Auffassung, daß überall, wo Sexualität sich findet, jedes Geschlecht potentiell bisexuell ist, und daß überall, wo Befruchtung vorkommt (auch bei morphologisch reiner Isogamie) die kopulierenden Gameten eine verschiedene sexuelle Tendenz besitzen, also Geschlechtsunterschiede vorliegen, hat weiterhin zu dem Schlusse geführt, daß es dann auch eine sog. „relative Sexualität" geben müsse. Dieser Schluß war vor allem durch die Beobachtung nahegelegt, daß bei Protisten und Thallophyten auch Zell- und Kernkopulationen vorkommen, denen wir die gleiche sexuelle Tendenz zuschreiben müssen (z. B. bei der Parthenogamie von *Humaria granulata*, s. Bd. I A). Wenn somit Sexualität tatsächlich, wie es den Anschein hat, jedem Befruchtungsakt zugrunde liegt, somit einen der Wesenszüge aller Befruchtungen, auch der isogamen und parthenogamen, ausmacht, dann verlangt das Vorkommen parthenogamer Befruchtungen die Annahme von „relativer Sexualität", d. h. des Vorhandenseins sexueller Unterschiede auch innerhalb des einen Geschlechts, so daß ein Gamet A sich gegenüber einem Gameten B als ♀, gegenüber einem stärker weiblichen Gameten C jedoch sich als ♂ erweisen könnte (Hartmann 1909). Der experimentelle Nachweis einer solchen relativen Sexualität wäre somit zugleich ein schwerwiegender Beweis zugunsten einer allgemeinen Befruchtungstheorie im Sinne einer modifizierten Bütschli-Schaudinnschen Sexualitätstheorie (Hartmann 1909). Aus diesem Gesichtspunkte heraus hat Hartmann das Vorkommen von relativer Sexualität nachzuweisen versucht und schließlich bei der Braunalge *Ectocarpus* auch nachweisen können. Ähnliches fand Jollos bei *Dasycladus*, und diesen Erfahrungen lassen sich eine Anzahl gelegentlicher Beobachtungen an anderen Algen anreihen. Vor allem aber erinnern einige neuere experimentelle Befunde an Pilzen außerordentlich an die sog. relative Sexualität der Algen und lassen sich offenbar diesen Erscheinungen eingliedern. Es scheint sich mithin um ein bei niederen Organismen weitverbreitetes Geschehen zu handeln, dessen weitere Aufklärung für die allgemeine Theorie der Sexualität von großer Bedeutung zu werden verspricht. Machen wir uns zunächst mit den Tatsachen bekannt und beginnen mit den Verhältnissen bei *Ectocarpus*.

Der *Ectocarpus siliculosus* von Neapel ist, wie oben schon ausgeführt, streng haploheteröcisch und läßt bei der Kopulation deutlich die männliche oder weibliche Natur der Gameten erkennen. Bei der Prüfung der Gameten von 160 Pflanzen in 1018 Kombinationen während zweier aufeinanderfolgender Jahre (1925/26) ergab sich im allgemeinen normale Sexualität bei strenger Geschlechtstrennung; doch ließen sich bei den verschiedenen Kombinationen deutliche Unterschiede feststellen. Manche Kombinationen ergaben sofort reichlich Gruppen- und Zygotenbildung, und zwar regelmäßig; bei anderen trat die Gruppenbildung nicht so rasch und stürmisch auf und ihre Zahl sowie die Zahl der gebildeten Zygoten war wesentlich geringer, und wieder bei anderen gab es nur ganz wenige Gruppen. Durch Herstellung der verschiedenen mög-

lichen Kombinationen kann man somit stark männliche, mittelstark männliche und schwach männliche Individuen resp. Gameten unterscheiden und entsprechend stark weibliche, mittelstark weibliche und schwach weibliche.

Außer normaler Sexualität, bei der jedes Geschlecht seinen Charakter, wenn auch in deutlich abgestuftem Grade, erkennen läßt, konnten nun 34 mal (also in nicht ganz 3 % der Fälle) positive Befruchtungen zwischen Gameten desselben Geschlechts festgestellt werden und zwar zwischen stark und schwach männlichen, resp. zwischen stark und schwach weiblichen Gameten. Die Zahl der Kopulationen und Zygoten war in diesen Fällen äußerst gering, gewöhnlich wurden nur wenige Gruppen beobachtet, in manchen Fällen nur zwei bis drei. Nur ganz selten war die sexuelle Reaktion etwas stärker, doch kaum mittelstark. So erwiesen sich in den auf der Tabelle (Abb. 78) wiedergegebenen Kombinationen die ♂♂ Nr. 3 und 11 immer als stark männlich, die ♀♀ Nr. 5 und 13 als stark weiblich und zwar nicht nur an einem Versuchstag, sondern an mehreren. Die ♀♀ Nr. 4 und 7 stellten sich bei allen Kombinationen als schwache ♀♀ heraus.

| | ♂ 3 | ♂ 11 | ♀ 4 | ♀ 5 | ♀ 7 | ♀ 13 | ♀ 14 |
|---|---|---|---|---|---|---|---|
| ♂ 3 | − | − | + | + | + | + | + |
| ♂ 11 | − | − | + | + | − | + | − |
| ♀ 4 | + | + | − | − | − | + | − |
| ♀ 5 | + | + | − | − | − | − | − |
| ♀ 7 | + | − | − | − | − | + | − |
| ♀ 13 | + | + | + | − | + | − | + |
| ♀ 14 | + | − | − | − | − | + | − |

Abb. 78. *Ectocarpus siliculosus* (Braunalge). Die verschiedenen Kombinationen der Gameten von 7 Pflanzen. + bezeichnet positive, — negative Reaktion; 3 und 11 ♂♂; 4, 5, 7, 13, 14 ♀♀; das schwache ♀ Nr. 4 gab mit dem starken ♀ Nr. 13 positive Reaktion, desgleichen das schwache ♀ Nr. 7 und das schwache ♀ Nr. 14. Nach Hartmann 1925.

Wie aus der Tabelle ersichtlich, reagierte nun das starke ♀ Nr. 13 mit dem schwachen ♀ Nr. 4 positiv, desgleichen mit dem schwachen ♀ Nr. 7.

In Abb. 79 ist ein entsprechender Versuch wiedergegeben, bei dem männliche Gameten miteinander positiv reagiert haben. Von den hier verwendeten sechs Pflanzen haben sich Nr. 33, 35, 38 und 40 als männliche, Nr. 31 und 32 als weibliche erwiesen. Ganz lehrreich ist das genaue Protokoll, das daher vollständig wiedergegeben sei.

Positive Kombinationen

| | | | |
|---|---|---|---|
| 33 × 31 +++ | 35 × 31 +++ | 38 × 31 +++ | 40 × 31 +++ |
| 33 × 32 +++ | 35 × 32 ++ | 38 × 32 +++ | 40 × 32 ++ |
| 33 × 41 ++ | 35 × 34 + | 44 × 41 ++ | 40 × 41 +++ |
| 33 × 43 +++ | 35 × 37 + | 44 × 43 ++ | 40 × 43 ++ |
| 33 × 35 + | 35 × 42 ++ | | |
| | 35 × 38 + | | |

Negative Kombinationen

| | | |
|---|---|---|
| 35 × 40 — | 33 × 38 — | 38 × 33 — |
| (35 × 44 —) | 33 × 40 — | 35 × 44 — |
| 31 × 32 — | 32 × 34 — | 44 × 43 — |

♂: 33, 35, 38 und 40. ♀: 31 und 32.

Dieses Protokoll läßt erkennen, daß die ♂ Gameten der Pflanze Nr. 33 mit den ♀ Nr. 31 und 32 gleich starke Reaktionen ergaben; desgleichen die ♂ Gameten Nr. 38. Die ♀ Gameten Nr. 35 ergaben dagegen nur mit Nr. 31 starke Reaktionen, mit Nr. 32 dagegen nur mittelstarke bis schwache. Auch mit anderen Gametensorten (Nr. 34, 37 und 42) ergab ♂ Nr. 35 nur mittelstarke, meist sogar ziemlich schwache Reaktionen. Wie aus der Tabelle und dem Protokoll ersichtlich, reagierte nun aber ♂ Nr. 35, das nach den oben erwähnten Versuchen als schwächeres ♂ gegenüber Nr. 33 und 38 angesprochen werden muß, positiv, wenn

| | ♀ 31 | ♀ 32 | ♂ 33 | ♂ 35 | ♂ 38 | ♂ 40 |
|---|---|---|---|---|---|---|
| ♀ 31 | − | − | + | + | + | + |
| ♀ 32 | − | − | + | + | + | + |
| ♂ 33 | + | + | − | + | − | − |
| ♂ 35 | + | + | + | − | + | − |
| ♂ 38 | + | + | − | + | − | − |
| ♂ 40 | + | + | − | − | − | − |

Abb. 79. *Ectocarpus siliculosus* (Braunalge). Kombinationen der Gameten von 6 Pflanzen. Nr. 33, 35, 38 und 40 ♂♂; Nr. 31, 32 ♂♀. Das schwache ♂ Nr. 35 reagiert positiv mit dem starken ♂ Nr. 33, desgleichen mit ♂ Nr. 38. Nach Hartmann 1925.

auch sehr schwach, mit ♂ Nr. 33 und 38. Hier sind also die schwächer männlichen Gameten Nr. 35 fraglos diejenigen, die bei der Kombination mit einem anderen starken ♂ als die ♀ fungieren.

Aus dem Verhalten der männlichen und weiblichen Gametensorten in anderen normalen Kombinationen konnte also meist (aber nicht immer) festgestellt werden, daß es sich bei den abnormen Kombinationen um solche zwischen einer starken und schwachen Gametensorte desselben Geschlechtes handelt. Da die verwendeten starken Sorten in vielen anderen Kombinationen stets normal reagierten, die verwandten schwachen Partner aber sich in anderen Kombinationen auch als schwach erwiesen, und, was besonders bemerkenswert erscheint, oft mehrfach in verschiedenen Kombinationen mit starken Gameten desselben Geschlechtes kopulierten, so darf wohl mit großer Wahrscheinlichkeit geschlossen werden, daß diese schwachen Sorten es sind, die bei Kopulation mit Gameten desselben Geschlechtes sich in ihrem sexuellen Verhalten geändert haben, die eigentlich „relativ sexuellen" darstellen. Der exakte Nachweis müßte sich durch verschiedene Vitalfärbungen der verwendeten Gameten führen lassen, ist aber bisher nicht gelungen. So viel steht aber auch ohne diesen Nachweis fest, daß in diesen abnormen Fällen das geschlechtliche Verhalten eines der kopulierenden Gameten ein anderes ist als sonst, nämlich das des entgegengesetzten Geschlechtes.

Die wohl naheliegendste Erklärung dieser Versuchsresultate ist folgende: Die Versuche haben ergeben, daß Gameten derselben geschlechtlichen Tendenz in gewissen seltenen Kombinationen miteinander kopulieren, wobei das geschlechtliche Verhalten der einen Sorte in das des anderen Geschlechts umschlägt und Geschlechtseigenschaften des entgegengesetzten Geschlechtes aufweist. Da zudem auch in anderen Kombinationen deutliche Unterschiede im Grad der Reaktion auftraten, so ergibt sich der Schluß, daß die geschlechtliche Tendenz der verschiedenen Gametensorten resp. Individuen eine verschiedene Stärke besitzt, die wir mit Correns als Valenz bezeichnen. Wir brauchen dann nur noch anzunehmen, daß zur Auslösung einer sexuellen Reaktion zwischen Gameten derselben Geschlechtstendenz der Unterschied der Valenzen eine gewisse Größe überschreiten muß (nehmen wir rein willkürlich 20 an). Bei starker Valenz einer Gametensorte (nehmen wir an, es handle sich um Gameten von ♂ Tendenz) würde dann die starke Ausprägung der ♂ Sexualpotenzen bei sehr starker oder völliger Hemmung der entgegengesetzten ♀ Potenzen imstande sein, bei genügend schwachen Gameten derselben ♂ Tendenz, deren ♀ Potenzen nur wenig gehemmt sind, diese (normalerweise gehemmten) Potenzen des entgegengesetzten ♀ Geschlechts zu aktivieren. Ein konstruiertes Beispiel mit willkürlich angenommenen Zahlen mag das noch deutlicher illustrieren.

Bei den stark ♂ Gameten A seien die ♀ Potenzen (G) um 70 % gehemmt, desgleichen bei den starken ♀ Gameten a die ♂ Potenzen (A) um 70 %; ihre Kombination ergibt starke Reaktion (Differenz zwischen A und a — 70, + 70 = 140). Die ♂ Gameten B seien mittelstark (Hemmung der ♀ Potenzen (G) um 50 %) desgleichen die ♀ Gameten b (Hemmung der ♂ Potenzen (A) um 50 %), was bei ihrer Kombination eine mittlere Reaktion zur Folge hat. (Differenz zwischen B und b — 50, + 50 = 100). Eine dritte ♂ Gametensorte C sei sehr schwach; ihre ♀ Potenzen (G) seien nur um 10 % gehemmt. Mit der starken ♀ Gametensorte a (+ 70) ergäbe sie mittlere Reaktion (Differenz —70, + 10=80). Mit den mittelstarken ♀ Gameten b (+ 50) ergeben sie schwache Reaktion (Differenz — 50, + 10 = 60) und mit einer entsprechend schwachen ♀ Gametensorte c (Hemmung der ♂ Potenzen (A) um 10 %) ergeben sie überhaupt keine Reaktion, da die Differenz 20 (— 10, + 10) für eine sexuelle Reaktion nicht oder kaum ausreicht. Kombiniert man jedoch solche schwach ♂ Gameten C (— 10) mit den stark ♂ Gameten A (— 70), dann beträgt die Differenz 60 (— 70 — 10), die zu einer schwachen sexuellen Reaktion durch Aktivierung der ♀ Potenzen der schwachen ♂ Gameten C führen würde. Wenn der Unterschied in der Valenz der Gameten derselben geschlechtlichen Tendenz stark genug ist, dann kommt es zu den abnormen Kopulationen (vgl. oben S. 67, Abb. 62).

Diese Erklärung der Versuche scheint mir zutreffender und mit den gesamten Erfahrungen über die Sexualerscheinungen besser im Einklang als eine andere von Oehlkers (1927) und Kniep (1928), wonach in den Fällen abnormer Kopulation eine Durchbrechung der sonst strengen Bindung von kopulationsbedingenden Faktoren und geschlechtsbestimmenden Faktoren angenommen wird. Wenn auch wohl außer der verschiedenen Geschlechtstendenz besondere kopulationsbedingende Faktoren physiologischer Art, die durch Außenbedingungen mehr oder minder modifizierbar sind, bei der Befruchtung vielleicht mit im Spiele sind, so hat im Fall von *Ectocarpus* bei den abnormen Kopulationen der eine Partner doch das Verhalten des entgegengesetzten Geschlechtes angenommen, man kann also hier nicht nur von einer Trennung der kopulationsbedingenden Faktoren von den Geschlechtsfaktoren sprechen, sondern es dokumentiert sich dadurch trotz ursprünglich gleicher sexueller Tendenz eben ein echter „Geschlechtsunterschied“ zwischen den beiden Gameten.

In diesem Falle kommt man eben nicht ohne die Annahme einer relativen Sexualität aus.

Bei der Siphonocladiacee *Dasycladus clavaeformis* hat Jollos (1926) ähnliche Verhältnisse gefunden; auch hier lassen sich noch je nach der Schnelligkeit, mit der die Kopulation verläuft, und nach der Zahl der gebildeten Zygoten Gameten von starker, mittlerer und schwacher geschlechtlicher Tendenz unterscheiden; und auch hier kommen Kopulationen zwischen + und +-Gameten, sowie zwischen —-Gameten untereinander zur Beobachtung, wobei sich noch sicherer wie bei *Ectocarpus* feststellen ließ, daß dann immer eine starke +-Sorte mit einer schwachen +-Sorte oder eine schwache —-Sorte mit einer starken —-Sorte kopulierten (Abb. 80). Bei diesen abnormen Kopulationen werden dann auch, entsprechend den Verhältnissen bei *Ectocarpus*, nur wenige Zygoten gebildet, die aber wie die „normalen" Zygoten keimen.

| | + 35 | + 38 | + 39 | + 40 | + 41 | — 36 | — 37 | — 42 | — 43 | — 44 |
|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|
| + 35 | 0 | 0 | 0 | **1** | 0 | 3 | 3 | 2 | 1 | 1 |
| + 38 | 0 | 0 | 0 | 0 | **1** | 3 | 3 | 2 | 3 | 1 |
| + 39 | 0 | 0 | 0 | **1** | 0 | 3 | 3 | 2 | 2 | 1 |
| + 40 | **1** | 0 | **1** | 0 | **1** | 3 | 3 | 3 | 2 | 1 |
| + 41 | 0 | **1** | 0 | **1** | 0 | 3 | 3 | 3 | 2 | 1 |
| — 36 | 3 | 3 | 3 | 3 | 3 | 0 | 0 | **1** | **1** | 0 |
| — 37 | 3 | 3 | 3 | 3 | 3 | 0 | 0 | 0 | **1** | 0 |
| — 42 | 2 | 2 | 2 | 3 | 3 | **1** | 0 | 0 | 0 | **2** |
| — 43 | 1 | 3 | 2 | 2 | 2 | **1** | **1** | 0 | 0 | 0 |
| — 44 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 0 | 0 | **2** | 0 | 0 |

Abb. 80. *Dasycladus clavaeformis* (Grünalge, Siphonocladiacee). Die verschiedenen Kombinationen von Pflanzen. 0 bedeutet das Ausbleiben der Kopulation. Die Zahlen 1, 2, 3 drücken die Stärke der Reaktion (Kopulation) aus. Durch Fettdruck der Zahlen sind die Kopulationen gleichgeschlechtlicher Gameten (+ mit + oder — mit —) hervorgehoben. Nach Jollos 1926 aus Kniep 1928.

Soweit entsprechen also die Verhältnisse ganz denen bei *Ectocarpus*; nur mit dem Unterschiede, daß man die +- und —-Gameten nicht durch ihr Verhalten bei der Kopulation unterscheiden, mithin ihr Geschlecht nicht bestimmen kann[1]).

Weiterhin zeigte aber Jollos, daß die Kopulation der Gameten von *Dasycladus* weitgehend modifizierbar ist, besonders durch filtriertes Seewasser, in dem sich vorher (ca. 2 Stunden lang) starke +- oder —-Gameten befanden. Wurden mit einem solchen Filtrat schwache +- und —-Gameten behandelt, so zeigten sie in ihrem sexuellen Verhalten eine Verschiebung nach der Seite der +- oder —-Filtrate. Schwache —-Stämme mit starkem —-Filtrat behandelt, kopulierten stärker mit normalen unbehandelten +-Stämmen, ja sie vermochten

1) Als einziger Geschlechtsunterschied konnte einige Male festgestellt werden, daß die Kopulationsfähigkeit der einen Sorte längere Zeit, über 24 Stunden, erhalten blieb.

bei Behandlung mit starken +-Filtraten nun direkt mit starken —-Stämmen zu kopulieren. Im extremsten Falle, in dem ein schwacher —-Stamm geteilt, und die eine Hälfte mit starken +-Filtrat, die andere mit starkem —-Filtrat behandelt wurde, kopulierten nun die verschieden behandelten Hälften derselben Gametensorte miteinander. In allen diesen Fällen experimenteller Umstimmung kam es wohl zu Kopulationen, doch entwickelten sich die Zygoten nicht und gingen zugrunde[1]). Man muß wohl der Meinung von Jollos zustimmen, daß durch die Behandlung nicht die sexuelle Konstitution (sexuelle Tendenz) der Gameten geändert wurde, sondern nur ihre sexuelle Affinität (wohl gleichbedeutend mit Knieps kopulationsbedingenden Faktoren), die man somit in dem Falle von *Dasycladus* von der sexuellen Tendenz unterscheiden muß.

Als weitere Komplikation kommt bei *Dasycladus* noch hinzu, daß ein großer Teil der Pflanzen gegen Ende der Fortpflanzungsperiode sich als gemischtgeschlechtlich herausstellte. Da aber in den oben berichteten Fällen die Getrenntgeschlechtlichkeit experimentell sicher festgestellt und cytologisch geprüft wurde, und Synöcie sich somit ausschließen ließ, so wird durch das Vorkommen von Synöcie an den obigen Resultaten nichts geändert.

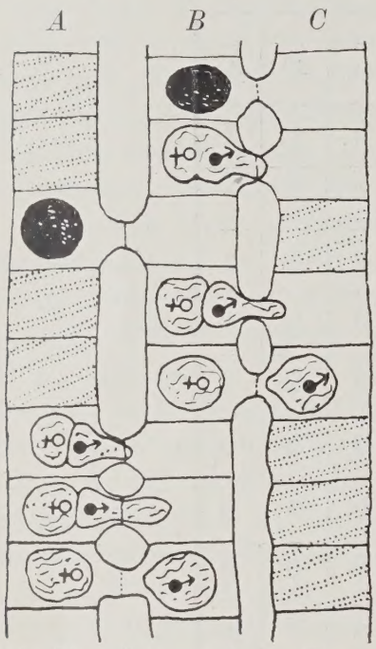



Abb. 81. Schematische Darstellung der Kopulation einer diöcischen *Spirogyra*-Art, bei der der mittlere Faden *B* dem Faden *A* gegenüber ♂, dem Faden *C* gegenüber ♀ funktioniert.
Nach Hartmann 1923.

Da cytologische und genetische Untersuchungen über die Fortpflanzung und Sexualität von *Dasycladus* bisher fehlen, so bleibt hier noch manches ungeklärt. Doch scheint bei der großen Übereinstimmung der normalen „relativen Sexualität" von *Dasycladus* mit der von *Ectocarpus* der Schluß der naheliegendste, daß auch bei *Dasycladus* die Fälle in derselben Weise zu erklären sind, nämlich durch verschiedene Valenz und relative Sexualität zwischen Gameten derselben Tendenz, aber stark unterschiedener Valenz. In beiden Fällen würden also die abnormen Kopulationen auf Verschiedenheiten der sexuellen Konstitution zurückzuführen sein, da man ja bei *Ectocarpus* an der „sexuellen" Verschiedenheit der betreffenden Gameten infolge des invertierten sexuellen Verhaltens der einen Sorte nicht zweifeln kann. Trotzdem mag die Unterscheidung von sexueller Affinität und sexueller Konstitution bei *Dasycladus* um so berechtigter erscheinen, als die experimentell umgestimmten Gameten ja keine normalen keimungsfähigen Zygoten lieferten, im Gegensatz zu den gut keimenden Zygoten, die aus der Kopulation unbehandelter Gameten des gleichen Geschlechts entstehen, die aber trotzdem nach unserer Ansicht echte sexuelle Verschiedenheit aufweisen, nämlich verschiedene Valenz (relative Sexualität).

Ein dritter eventueller Fall von relativer Sexualität ist von Föyn (unveröff.) bei der marinen *Cladophora pellucida* Hads. (Kütz.) festgestellt worden. Unter etwa 346 Kombinationen konnte in einer einzigen Kombination bei dieser streng getrenntgeschlechtlichen Alge 8 Zygoten von Gameten desselben Geschlechts beobachtet werden.

---

1) Dagegen keimten die Zygoten, die (ohne Behandlung) durch Kopulation von starken und schwachen Gameten desselben Geschlechts zustande gekommen waren, wie oben bereits erwähnt, ganz wie die normalen Zygoten.

Von anderen Algen liegen experimentelle Feststellungen über das Vorkommen von relativer Sexualität nicht vor, doch sind in der Literatur eine Anzahl von Beobachtungen beschrieben, die unter Vorbehalt der Erscheinung der relativen Sexualität eingegliedert werden können. So haben Hartmann und Huth bei einer (unbestimmten) *Spirogyra*-Art, die leiterförmig kopulierte und sich dabei als streng getrenntgeschlechtlich erwies, unter sehr reichem Freilandmaterial mehrere Male beobachtet, daß ein Faden A gleichzeitig mit zwei Fäden B und C leiterförmig verbunden war, wobei sich A gegenüber B als weiblich, gegenüber C als männlich erwies (Abb. 81). Zwei entsprechende Fälle hat Czurda bei *Spirogyra Weberi* beobachtet.

Über ähnliche Erfahrungen berichtet Kniep (1928) von der gemischtgeschlechtlichen *Zygnema chalybeospermum* Hansg. Bei dieser Form können sich lange Strecken desselben Fadens gleichgeschlechtlich verhalten, wenn verschiedene Fäden miteinander leiterförmig kopulieren. Das sexuelle Verhalten wird offenbar beeinflußt durch andere ihm parallel laufende Fäden. Einen besonders interessanten und instruktiven Fall zeigt Abb. 82. Faden B ist hier gegenüber A und C männlich, doch ist B weder absolut männlich noch A absolut weiblich, was daraus hervorgeht, daß B aus der Leiterverbindung mit anderen abgerissenen Fäden Zygoten hat und A am linken Ende entleerte Zellen. Zur Erklärung zieht Kniep die relative Sexualität heran und spricht von einer gewissen „sexuellen Stimmung eines Fadens", deren Höhe im Einzelfall verschieden ist und innerhalb gewisser Grenzen schwankt. Eine Kopulation käme dann zustande bei ausreichender Differenz der sexuellen Stimmungshöhe. Dadurch ließen sich sowohl die Selbstbefruchtungen wie die verschiedenen Fälle der Überkreuzbefruchtung erklären. Diese Erklärung ist, wie ersichtlich, ganz im Sinne der relativen Sexualität, doch betont Kniep mit Recht, daß ihr vorläufig nur der Wert einer Arbeitshypothese zukäme, und daß vor allen Dingen planmäßige Kulturen unter verschiedenen Außenbedingungen nötig wären.

Schließlich sei noch auf zwei ältere Angaben der Literatur verwiesen, die

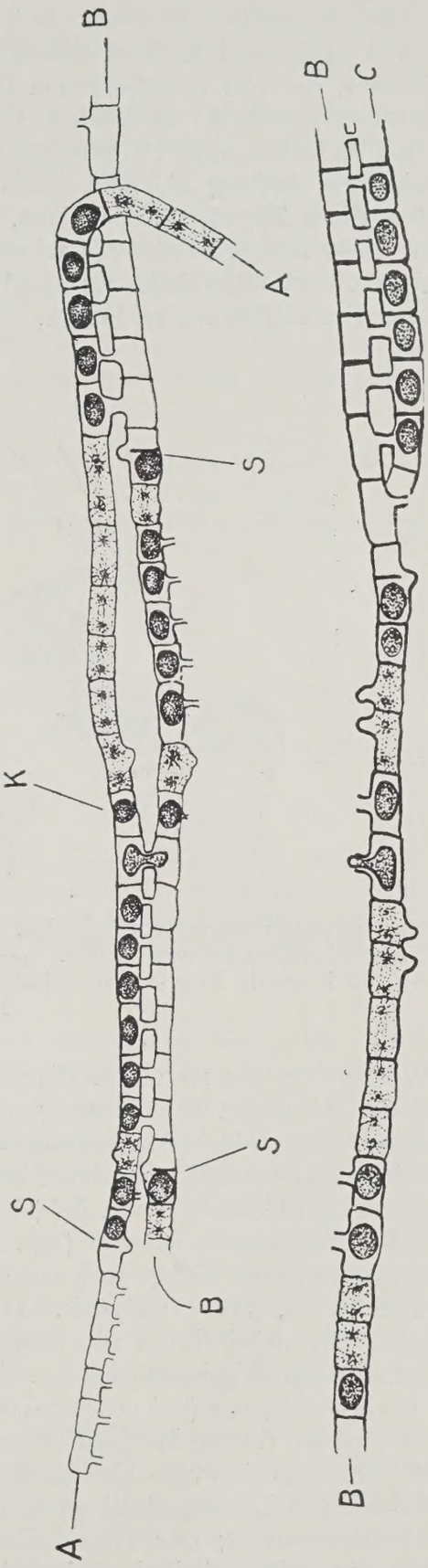



Abb. 82. *Zygnema chalybeospermum* (Konjugate Alge). Skizze des Kopulationsverlaufs. Drei miteinander kopulierende Fäden (*A B C*); der untere Teil bildet die rechte Fortsetzung des oberen (*B*). *S* Seitenkopulation. *K* Azygote. Nach Kniep 1928.

im Sinne einer relativen Sexualität gedeutet werden können, deren experimentelle Aufklärung ebenfalls sehr erwünscht wäre. So gibt WALZ (1874) an, daß bei der Siphonee *Urospora mirabilis* ARESCH. weibliche Gameten miteinander kopulieren, und dasselbe läßt sich aus der Schilderung von DERBES und SOLIER (1856) für *Bryopsis* schließen. Bei *Bryopsis* haben BĚLAŘ und HARTMANN im Mai 1924 in Neapel in zwei Fällen reichlich Kopulationen von Makrogameten beobachtet, die von verschiedenen Individuen stammten, wobei die beiden Gametensorten deutlich verschiedene Größe aufwiesen (unveröff.). Eine Verwechslung mit unvollständigen Teilungen war dabei ausgeschlossen, da die Kopulation vielfach vom Anfang bis zum Ende verfolgt werden konnte (Abb. 83). Leider keimten diese Zygoten aber nicht. In später häufig wiederholten Versuchen haben diese Befunde niemals wieder erhoben werden können. Falls es sich um eine normale Erscheinung handelt, so wäre darin ein unzweideutiger Fall relativer Sexualität zu erblicken.

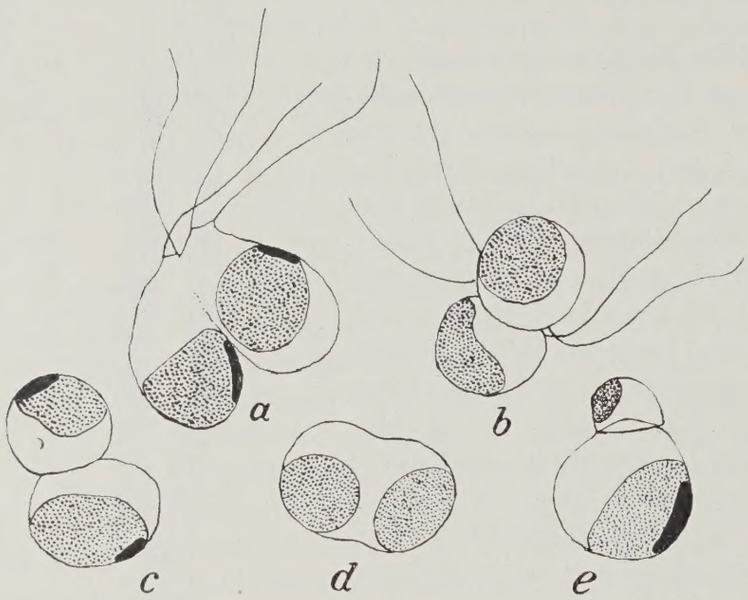



Abb. 83. *Bryopsis muscosa* (Grünalge, Siphonee). Kopulation zwischen Makrogameten verschiedener Herkunft und Größe. *a—d* verschiedene Kopulationsstadien von Makrogameten. *e* Normale Kopulation zwischen einem Mikro- und Makrogameten. Vergr. ca. 1950fach.

Wir wollen uns nun den Pilzen zuwenden, bei denen neuerdings in verschiedenen Gruppen Erscheinungen beobachtet worden sind, die sich mit der Annahme einer relativen Sexualität erklären lassen. Den Fall von *Ustilago longissima* unter den Brandpilzen, bei der BAUCH einen Stamm $A_1$ gefunden hat, der mit beiden Geschlechtern A (+) und a (—) kopulierte, haben wir im vorigen Kapitel schon kennen gelernt (vgl. S. 86). KNIEP spricht hier von multiplen Allelomorphen und bringt das auch in seiner Bezeichnung, die wir hier übernommen haben, zum Ausdruck. Der Stamm mit abweichendem Geschlechtsverhalten ($A_1$) wird durch die Bezeichnung $A_1$ als multiples Allelomorph von Stamm A (resp. a) gekennzeichnet. Ob er durch Abänderung des Faktors A (+) oder des homologen a (—) entstanden ist, ist nicht bekannt, ließe sich aber eventuell ermitteln durch Bastardierung mit anderen Arten oder Rassen, deren sexuelle Tendenz eine verschiedene Stärke aufwiese, wodurch die sexuelle Tendenz dieses Stammes $A_1$ festgestellt werden könnte. Wenn es sich bei der genotypischen Geschlechtstrennung der Brandpilze tatsächlich um echte Sexualität, nicht nur um eine Verschiedenheit kopulationsbedingender Faktoren handelt, was,

wie oben ausgeführt, schon wegen des Nachweises sekundärer Geschlechtscharaktere äußerst wahrscheinlich erscheint, dann kann dieser Fall als ein experimenteller Beweis des Vorkommens von relativer Sexualität bei genotypischer Geschlechtstrennung angesehen werden. Daß die Zurückführung des bisexuellen Verhaltens des Stammes auf das Vorhandensein eines multiplen Allelomorphs unter diesen Umständen nur eine andere Bezeichnung für die relative Sexualität ist, wurde oben schon erwähnt.

Der ebenfalls im vorigen Kapitel schon behandelte Fall der Saprolegniacee *Dictyuchus* zeigt eine noch weitgehendere Übereinstimmung mit den Verhältnissen von *Ectocarpus*. Auch hier handelt es sich offenbar um eine genotypisch haploheteröcische Form, wie Couch (1927) experimentell gezeigt hat (s. oben S. 32). Obgleich bei diesen Versuchen nicht sehr viele Kombinationen ausgeführt wurden, lehren dieselben, wie aus beigefügter Tabelle (Abb. 84) hervorgeht, daß die sexuelle Reaktion bei den verschiedenen Kombinationen sehr verschieden stark ist. So reagiert z. B. der weibliche Stamm A mit fast allen männlichen Stämmen und erweist sich dabei als bedeutend aktiver als der weibliche Stamm

| ♀ \ ♂ | Bm | Cm | 33c | H | Im | J | K | L | Mm | O |
|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|
| A | +++ | | ++ | + | — | + | + | + | ++ | ++ |
| Bf | ++ | | ++ | — | | | | | | |
| Cf | — | ++ | ++ | | | | | | | |
| D | + | | | | — | | | | | |
| If | — | | | | + | | | | | |
| Mf | | | ++ | | | — | — | — | + | |

Abb. 84. *Dictyuchus monosporus* (Oomycet, Saprolegniacee). Sexuelle Reaktionen verschiedener Stämme. +++ bedeutet starke Reaktion, ++ mittlere Reaktion, + schwache Reaktion, — keine Reaktion. Leere Fehler nicht ausgeführte Kombinationen. Nach Couch 1926.

Mf. Als ein sehr aktiver männlicher Stamm erwies sich 33c. Die Akivitätt äußert sich nicht nur darin, daß die Zahl der Partner, mit denen ein Stamm reagiert, größer ist, sondern auch in der Art der Reaktion, indem beim Zusammenkommen der Partner die Anregung zur Oogonien- resp. Antheridienbildung bei starker Reaktion viel reicher erfolgt, während bei schwacher Reaktion die Zahl der Sexualorgane geringer ist. Wenn auch Außenbedingungen auf die Sexualreaktion dieses Pilzes einen Einfluß ausüben, so kann man doch mit Kniep schließen, daß hier sicher verschiedene Genotypen vorgelegen haben, d. h. aber nichts anderes, als daß genotypisch männliche und weibliche Stämme von verschiedener Stärke, verschiedener Valenz hier auftreten, also ganz so wie das (in phänotypischer Ausprägung) bei *Ectocarpus siliculosus* gefunden wurde.

Weiterhin interessiert hier nun das Verhalten des Stammes N, über das oben S. 85 schon berichtet wurde. Das wesentliche ist, daß dieser weibliche Stamm N bei Kombination mit dem stark weiblichen Stamme A (s. oben) neben Oogonien Antheridien bildete, die sich an die Oogonien von A anlegten und sie zur normalen Eibildung veranlaßten, während er bei Kombination mit dem stark männlichen

Stamm 33c nur Oogonien bildete und normal kopulierte. Das ist aber ganz ebenso wie bei der relativen Sexualität von *Ectocarpus*. Der normalerweise weibliche Stamm N reagiert mit dem stark männlichen Stamm 33c als weiblich, mit dem stark weiblichen Stamm A bildet er aber (außer Oogonien) Antheridien und verhält sich hier als männlicher Partner. KNIEP spricht hier von gewöhnlich versteckter Monöcie, die nur zum Ausdruck kommt, wenn ein starker weiblicher Partner da ist, der die antheridienbildenden Potenzen zu aktivieren vermag. Ich würde hier nicht von Monöcie reden, da ja genotypische Getrenntgeschlechtlichkeit nachgewiesen ist, sondern vorziehen zu sagen, daß unter der Einwirkung eines weiblichen Partners von entsprechend stärkerer Valenz die antheridienbildenden Potenzen, die ja stets vorhanden sind, trotz der weiblichen Tendenz aktiviert werden und relative Sexualität vorliegt.

| | A | D | E | F | G | K | B | C | H | I | L | M |
|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|
| A | – | – | – | – | – | – | 1 | 1 | 2 | 1 | 2 | 1 |
| D | – | – | – | – | – | – | 2 | 2 | 3 | 2 | 3 | 2 |
| E | – | – | – | – | – | – | 3 | 3 | 4 | 3 | 4 | 3 |
| F | – | – | – | – | – | – | 3 | 3 | 4 | 3 | 4 | 3 |
| G | – | – | – | – | – | – | 1 | 1 | 2 | 1 | 2 | 1 |
| K | – | – | – | – | – | – | 1 | 1 | 2 | 1 | 2 | 1 |
| B | 1 | 2 | 3 | 3 | 1 | 1 | – | – | – | – | – | – |
| C | 1 | 2 | 3 | 3 | 1 | 1 | – | – | – | – | – | – |
| H | 2 | 3 | 4 | 4 | 2 | 2 | – | – | – | – | – | – |
| I | 1 | 2 | 3 | 3 | 1 | 1 | – | – | – | – | – | – |
| L | 2 | 3 | 4 | 4 | 2 | 2 | – | – | – | – | – | – |
| M | 1 | 2 | 3 | 3 | 1 | 1 | – | – | – | – | – | – |

Abb. 85. *Penicillium luteum* (Ascomycet). Sexuelle Reaktionen von 12 Einspormycelien aufeinander. Die Zahlen 1—4 zeigen die verschiedene Stärke der Reaktion an, — bedeutet keine Reaktion. Nach DERX 1925.

Im Anschluß an *Dictyuchus* sei auf die genotypische Getrenntgeschlechtlichkeit des Ascomyceten *Penicillium luteum* hingewiesen, bei dem DERX (1927) eine hochgradige Verschiedenheit der sexuellen Aktivität bei der Kombination verschiedener Stämme festgestellt hat. Wie die beigefügte Tabelle (Abb. 85) zeigt, erwiesen sich die Stämme E und F von dem einen, H und L vom anderen Geschlecht als besonders stark. Diese starken Unterschiede in der Valenz der beiden Geschlechter lassen erwarten, daß bei einer größeren Zahl von Kombinationen auch hier Fälle von relativer Sexualität zutage treten werden. Einer weiteren Untersuchung dieses Pilzes kann man mit Interesse entgegensehen.

Wir wenden uns nun gewissen Erscheinungen der Sexualität der Mucorineen zu, die sich meiner Meinung nach ebenfalls am einfachsten unter dem Gesichtspunkt der relativen Sexualität erklären lassen. Wir beginnen dabei mit erst neuerdings mitgeteilten sehr umfangreichen Kombinationen, die BLAKESLEE

mit verschiedenen Mitarbeitern ausgeführt hat, und die einen sehr ausgesprochenen, verschiedenen Grad in der Reaktion, also mit unseren Worten eine verschiedene Valenz der einzelnen Sexualtendenzen erkennen lassen. Dieses Resultat ergab sich sowohl bei Kombinationen zwischen verschiedenen Lokal-

(—) ♂

| | | 400 | 687 | 635 | 807 | 678 | 681 | 634 | 680 | 682 | 402 | 405 | 251 | 403 | 394 | 404 | 398 | 399 | 809 |
|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|
| | Stärke-grad | 3.14 | 2.64 | 2.57 | 2.57 | 2.50 | 2.50 | 2.36 | 2.36 | 2.29 | 2.21 | 2.21 | 2.07 | 2.07 | 2.00 | 1.93 | 1.71 | 1.21 | 0.79 |
| 395 | 2.89 | 3 | 3 | 4 | 4 | 4 | 4 | 2 | 3 | 3 | 3 | 3 | 3 | 2 | 3 | 2 | 3 | 2 | 1 |
| 397 | 2.72 | 3 | 4 | 3 | 4 | 4 | 4 | 3 | 3 | 3 | 2 | 2 | 3 | 3 | 2 | 2 | 2 | 1 | 1 |
| 392 | 2.61 | 4 | 3 | 3 | 3 | 2 | 4 | 2 | 4 | 4 | 3 | 2 | 2 | 3 | 3 | 2 | 2 | 1 | 0 |
| 393 | 2.61 | 3 | 4 | 3 | 4 | 4 | 3 | 3 | 2 | 3 | 2 | 2 | 3 | 2 | 2 | 2 | 3 | 2 | 0 |
| 684 | 2.39 | 4 | 2 | 4 | 2 | 2 | 2 | 3 | 2 | 2 | 3 | 3 | 2 | 3 | 2 | 2 | 2 | 2 | 1 |
| 808 | 2.28 | 4 | 3 | 2 | 2 | 2 | 2 | 3 | 3 | 2 | 3 | 3 | 2 | 3 | 2 | 2 | 1 | 1 | 1 |
| 636 | 2.22 | 4 | 3 | 2 | 2 | 2 | 2 | 2 | 3 | 3 | 2 | 2 | 3 | 2 | 2 | 2 | 2 | 2 | 0 |
| 396 | 2.17 | 2 | 3 | 3 | 3 | 3 | 2 | 2 | 2 | 2 | 2 | 2 | 2 | 2 | 2 | 2 | 2 | 2 | 1 |
| 688 | 2.17 | 4 | 2 | 3 | 3 | 2 | 2 | 2 | 2 | 2 | 3 | 2 | 2 | 2 | 3 | 2 | 1 | 1 | 1 |
| 676 | 2.06 | 3 | 2 | 2 | 2 | 2 | 2 | 3 | 2 | 2 | 2 | 2 | 2 | 2 | 2 | 2 | 2 | 2 | 1 |
| 679 | 1.89 | 3 | 2 | 3 | 2 | 2 | 2 | 2 | 2 | 2 | 2 | 2 | 2 | 2 | 2 | 2 | 1 | 0 | 1 |
| 401 | 1.83 | 2 | 3 | 2 | 3 | 3 | 3 | 2 | 2 | 2 | 1 | 2 | 2 | 1 | 1 | 2 | 0 | 0 | 2 |
| 683 | 1.83 | 3 | 2 | 2 | 2 | 2 | 2 | 2 | 2 | 2 | 2 | 2 | 1 | 2 | 2 | 2 | 2 | 0 | 1 |
| 677 | 0.78 | 2 | 1 | 0 | 0 | 1 | 1 | 2 | 1 | 0 | 1 | 2 | 0 | 0 | 0 | 1 | 1 | 1 | 0 |

(+) ♀

Abb. 86. *Absidia* spec. (Whorled *Absidia* Blackl.) (heteröcische Mucorinee). Kombination einer größeren Anzahl von — (♂) Stämmen und + (♀) Stämmen. Die Zahlen 1—4 bezeichnen den Stärkegrad der sexuellen Reaktion, gemessen an der Zahl der Zygoten. 0 keine Reaktion. Nach Blakeslee, Cartledge, Welch und Bergner 1927.

rassen derselben Art wie bei der Kombination verschiedener Arten untereinander, sog. Hybridisationen (s. oben S. 43).

Im ersteren Fall wurden von Blakeslee, Cartledge, Welch und Bergner (1927) im ganzen 904 Rassen in beinahe 10 000 Kombinationen auf ihr sexuelles Verhalten geprüft. Dabei ergaben die einzelnen Kombinationen einen sehr verschiedenen Grad der Reaktion, gemessen an der Zahl der Zygoten. Abb. 86 gibt als Beispiel eine Anzahl von Kombinationen von Rassen einer *Absidia*-Art;

die Zahlen 1—4 geben den Grad der Reaktion an, 0 bedeutet keine Reaktion (sog. neutrale Stämme); bei den einzelnen Rassen ist außerdem die aus diesen verschiedenen Kombinationen errechnete Stärke der Valenz mitgeteilt. Ähnliche Resultate ergaben die Versuche bei anderen Arten, im ganzen von etwa 40 Arten, die 13 Gattungen angehören. Die verschiedene Valenz der geschlechtlichen Tendenz der einzelnen Rassen trat in allen diesen Kombinationen in ähnlicher Weise wie in dem angeführten Beispiel zutage. 285 unter den 10 000 Kombinationen ergaben überhaupt keine Zygotenbildung. Blakeslee nimmt an, daß bei einer Kombination der verwendeten Rassen mit genügend starken Rassen des anderen Geschlechts auch hier eine Reaktion zustande gekommen wäre. Die Vermutung liegt nahe, daß in diesem Falle auch relative Sexualität, also eine geschlechtliche Reaktion nach beiden Seiten hätte auftreten können (s. unten).

Ganz ähnlich sind die Ergebnisse der Kombination verschiedener Spezies untereinander, die in der Abb. 87 nach den Untersuchungen von Blakeslee und Cartledge (1927) übersichtlich zusammengestellt sind. 4 bedeutet den stärksten Grad der Reaktion, 1 den schwächsten, 0 das Ausbleiben jeder Reaktion. Auch hier ergibt sich also ein beträchtlicher Unterschied im Grade der „unvollständigen Bastardierung", wobei diese Unterschiede keine Beziehung zur systematischen Verwandtschaft der verwendeten Arten erkennen lassen. So reagiert der +-Stamm von *Mucor* H mit allen —-Rassen der anderen Arten mit der Stärke 2 oder stärker, der +-Stamm von *Absidia caerulea* dagegen nur mit ganz wenig —-Stämmen und dann nur mit Stärke 1 und 2. Bemerkenswert ist, daß die Valenz der +- und —-Stämme derselben Art nicht die gleiche ist, sondern große Unterschiede erkennen läßt, so hat der +-Stamm von *Absidia Blakesleeana* die Stärke 0,71, der —-Stamm dagegen die Stärke 1,38.

Diese großen Unterschiede in der Valenz der einzelnen Arten ließen natürlich erwarten, daß bei Bastardierungen relative Sexualität auftreten würde und in der Tat haben das schon die früheren Versuche von Blakeslee (1904, 1915), die in neuerer Zeit von Burgeff (1924) bestätigt und erweitert worden sind, ergeben. So reagierte der getrenntgeschlechtliche *Mucor V* (= *hiemalis var.*) — (♂) mit dem Lateralast, also dem Oogon der zwittrigen *Absidia spinosa*. *Mucor V* + (♀) dagegen kopuliert nicht nur mit dem sonst ♂ Terminalast von *Absidia spinosa*, sondern mit allen Teilen der stark verzweigten Sexualorgane, also auch den sonst weiblichen, die aber dabei den morphologischen Charakter des männlichen Gametangiums zeigten. Auch verschiedenen *Zygorrhynchus*-Arten gegenüber verhält sich das +- und —-Geschlecht von *Mucor V* recht verschieden. Mit *Zygorrhynchus Moelleri*, *Z. Vuilleminii*, *Z. Vuilleminii v. agama* reagiert nur das +-(♀)-Mycel, und zwar normal mit den ♂ Organen, den Terminalästen. Das —-(♂)-Mycel von *Mucor V* reagiert aber mit diesen drei Arten nicht. Mit *Z. heterogamus* reagiert dagegen nicht das +-(♀)-Mycel von *Mucor V*, dafür aber das —-(♂)-Mycel, und zwar mit dem sonst männlichen Terminalast, wobei auch das Gametangium den Habitus des männlichen Organs (Antheridiums) zeigt. Hier reagiert also —-(♂) mit —-(♂), das ist aber „relative Sexualität". Dafür spricht auch, daß *Mucor hiemalis* + (♀) sich auch in anderen Kombinationen als besonders aktiv erwies. So reagierte er mit *Z. exponens* sehr stark, nicht nur terminal (♂), sondern erweiternd auch lateral (♀), also männlich und weiblich, während das —-Geschlecht (♂) von *M. hiemalis* mit *Z. exponens* nicht reagiert. Der zwittrige *Z. exponens* reagiert aber mit der getrenntgeschlechtlichen *Absidia glauca* + (♀) wie — (♂) normal und gleich stark mit beiden Geschlechtern. Während also die Valenz der Geschlechter von *Absidia glauca* und *Zygorrhynchus* offenbar gleich oder von ähnlicher Stärke ist, sind die Valenzen der Geschlechter von *M. hiemalis* davon verschieden. Damit stimmt überein,

♀(+)

| ♂(−) | | *Mucor H* | *Mucor griseo-cyanus* | *Helicostylum piriforme* | *Choanephora cucurbitarum* | *Mucor V* | *Rhizopus nigricans* | *Circinella umbellata* | *Cunninghamella bertholletiae* | *Choanephora A* | *Absidia glauca* | *Syncephalastrum racemosum* | *Cunninghamella elegans* | *Mucor N* | *Mucor IV* | *Absidia blakesleeana* | *Mucor III* | *Mucor VII* | *Circinella spinosa* | *Mucor VIII* | *Absidia caerulea* | *Cunninghamella echinulata* | *Absidia cylindrospora* | *Absidia repens* | *Absidia whorled* | *Phycomyces blakesleeanus* |
|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|
| | Valenz | 3.36 | 2.88 | 1.75 | 2.25 | 1.16 | 1.71 | 1.46 | 1.54 | 1.58 | 0.67 | 1.25 | 1.38 | 1.50 | 1.29 | 0.71 | 0.92 | 1.04 | 0.75 | 0.50 | 0.79 | 0.58 | 0.67 | 0.00 | 0.33 | 0.00 |
| *Mucor dispersus* | 1.80 | 4 | 3 | 3 | 3 | 2 | 3 | 0 | 2 | 2 | 1 | 2 | 2 | 2 | 2 | 3 | 1 | 2 | 2 | 0 | 2 | 2 | 2 | 0 | 0 | 0 |
| *Mucor griseo-cyanus* | 1.58 | 4 | Z | 4 | 4 | 0 | 2 | 2 | 2 | 3 | 0 | 3 | 2 | 3 | 2 | 0 | 2 | 0 | 0 | 1 | 0 | 2 | 2 | 0 | 0 | 0 |
| *Helicostylum piriforme* | 2.38 | 4 | 4 | Z | 4 | 2 | 4 | 3 | 4 | 4 | 1 | 2 | 4 | 2 | 3 | 2 | 2 | 3 | 3 | 3 | 2 | 0 | 1 | 0 | 0 | 0 |
| *Choanephora cucurbitarum* | 1.83 | 4 | 3 | 4 | Z | 1 | 2 | 3 | 3 | 3 | 1 | 1 | 0 | 2 | 3 | 1 | 3 | 3 | 3 | 0 | 0 | 2 | 2 | 0 | 0 | 0 |
| *Mucor V* | 2.21 | 4 | 4 | 2 | 3 | Z | 3 | 2 | 2 | 4 | 2 | 2 | 2 | 3 | 2 | 1 | 3 | 3 | 2 | 2 | 2 | 2 | 1 | 0 | 2 | 0 |
| *Rhizopus nigricans* | 1.38 | 4 | 3 | 3 | 2 | 1 | Z | 0 | 2 | 2 | 0 | 4 | 2 | 1 | 0 | 3 | 0 | 2 | 1 | 0 | 2 | 0 | 0 | 0 | 1 | 0 |
| *Circinella umbellata* | 1.58 | 4 | 3 | 2 | 3 | 0 | 0 | Z | 2 | 1 | 2 | 0 | 2 | 4 | 2 | 2 | 4 | 0 | 3 | 2 | 2 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| *Cunninghamella bertholletiae* | 1.46 | 4 | 2 | 0 | 2 | 4 | 3 | 0 | Z | 2 | 3 | 2 | 2 | 2 | 2 | 0 | 0 | 2 | 0 | 2 | 0 | 2 | 1 | 0 | 0 | 0 |
| *Choanephora A* | 1.25 | 2 | 3 | 2 | 2 | 2 | 0 | 4 | 1 | Z | 0 | 0 | 0 | 0 | 2 | 1 | 2 | 2 | 3 | 0 | 2 | 0 | 0 | 0 | 2 | 0 |
| *Absidia glauca* | 1.92 | 4 | 4 | 1 | 3 | 2 | 4 | 2 | 4 | 1 | Z | 2 | 2 | 3 | 4 | 0 | 2 | 3 | 0 | 0 | 1 | 2 | 2 | 0 | 0 | 0 |
| *Syncephalastrum racemosum* | 1.25 | 4 | 3 | 2 | 1 | 2 | 4 | 0 | 3 | 3 | 1 | Z | 3 | 1 | 0 | 0 | 0 | 2 | 0 | 0 | 0 | 0 | 1 | 0 | 0 | 0 |
| *Cunninghamella elegans* | 1.08 | 3 | 4 | 0 | 0 | 2 | 2 | 0 | 2 | 0 | 0 | 1 | Z | 2 | 2 | 4 | 1 | 0 | 0 | 2 | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| *Mucor N* | 0.92 | 2 | 3 | 0 | 3 | 0 | 2 | 2 | 2 | 0 | 0 | 1 | 2 | Z | 2 | 0 | 0 | 2 | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| *Mucor IV* | 0.92 | 4 | 4 | 3 | 4 | 0 | 2 | 2 | 0 | 0 | 0 | 1 | 0 | 2 | Z | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| *Absidia blakesleeana* | 1.38 | 4 | 4 | 3 | 2 | 1 | 2 | 2 | 0 | 3 | 0 | 3 | 3 | 2 | 3 | Z | 0 | 0 | 0 | 0 | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| *Mucor III* | 1.17 | 2 | 4 | 4 | 3 | 0 | 0 | 4 | 1 | 3 | 0 | 0 | 3 | 0 | 0 | 0 | Z | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 2 | 0 | 2 | 0 |
| *Mucor VII* | 0.83 | 4 | 3 | 3 | 4 | 0 | 0 | 3 | 0 | 3 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | Z | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| *Circinella spinosa* | 0.88 | 4 | 4 | 3 | 2 | 0 | 2 | 2 | 0 | 0 | 0 | 0 | 2 | 2 | 0 | 0 | 0 | 0 | Z | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| *Mucor VIII* | 1.08 | 2 | 2 | 2 | 3 | 3 | 0 | 2 | 2 | 2 | 0 | 2 | 2 | 2 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | Z | 0 | 2 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| *Absidia caerulea* | 0.75 | 3 | 2 | 1 | 2 | 2 | 2 | 0 | 0 | 0 | 2 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 1 | 0 | 0 | Z | 0 | 2 | 0 | 1 | 0 |
| *Cunninghamella echinulata* | 0.83 | 4 | 3 | 1 | 2 | 2 | 2 | 0 | 2 | 2 | 0 | 2 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | Z | 0 | 0 | 0 | 0 |
| *Absidia cylindrospora* | 0.54 | 3 | 2 | 0 | 2 | 0 | 0 | 0 | 2 | 0 | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 2 | 0 | 0 | 0 | 1 | 0 | Z | 0 | 0 | 0 |
| *Absidia repens* | 0.75 | 3 | 2 | 1 | 0 | 0 | 0 | 2 | 1 | 0 | 2 | 1 | 0 | 3 | 2 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 1 | 0 | 0 | Z | 0 | 0 |
| *Absidia whorled* | 0.38 | 2 | 0 | 0 | 0 | 2 | 2 | 0 | 0 | 0 | 0 | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 2 | 0 | 0 | 0 | Z | 0 |
| *Phycomyces blakesleeanus* | 0.08 | 2 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | Z |

7*

Abb. 87. Kreuzung einer größeren Anzahl verschiedener getrenntgeschlechtlicher Mucorineenarten, die je nach den verschiedenen Kombinationen verschieden stark miteinander reagieren. Weitere Bezeichnung wie in Abb. 86. Bei der Reaktion von + (♀) und — (♂) Stämmen der gleichen Art ist kein Stärkegrad angegeben, sondern nur im Falle der positiven Reaktion mit *Z* bezeichnet. Nach Blakeslee und Cartledge 1927.

daß *M. hiemalis* + (♀) mit *Absidia glauca* — (♂) ebenfalls besonders stark reagiert und zwar stärker als die *Absidia*-Geschlechter in arteigener Kombination.

Bemerkenswert ist auch, daß bei Kombinationen von zwittrigen Arten untereinander noch die Verschiedenheiten der sexuellen Konstitution zutage treten. So reagiert bei der Kombination *Absidia spinosa* (⚥) × *Zyg. exponens* (⚥) die *Absidia* stets nur als weiblicher Partner (mit Oogon), der *Zygorhynchus* stets nur als männlicher (mit Antheridium). In der folgenden Tabelle sind die verschiedenen Kombinationen nochmals übersichtlich zusammengestellt.

| | | | | | |
|---|---|---|---|---|---|
| *Mucor* V (= *hiemalis* v.) ♀ × | *Zygorrhynchus* | *Vuilleminii v. agama* | (⚥) | ♂ | normal (Blak.) |
| „ „ „ ♀ × | „ | *Vuilleminii* | (⚥) | ♂ | normal, leicht erweit. (Blak.) |
| „ „ „ ♀ × | „ | *Moelleri* | (⚥) | ♂ | normal, leicht erweit. (Blak.) |
| „ *hiemalis* ♀ × | „ | *exponens* | (⚥) | ♂ | normal, stark erweit. (Burg.) |
| „ V (= *hiemalis* v.) ♀ × | „ | *heterogamus* | (⚥) | 0 | (Blak.) |
| „ „ „ ♀ × | *Absidia* | *spinosa* | (⚥) | ♂ | normal, leicht erweit. (Blak.) |
| „ „ „ ♀ × | „ | *glauca* | ♂ | | normal (stark) (Burg.) |

---

| | | | | | |
|---|---|---|---|---|---|
| *Mucor* V (= *hiemalis* v.) ♂ × | *Zygorrhynchus* | *Vuilleminii v. agama* | (⚥) | 0 | (Blak.) |
| „ „ „ ♂ × | „ | *Vuilleminii* | (⚥) | 0 | (Blak.) |
| „ „ „ ♂ × | „ | *Moelleri* | (⚥) | 0 | (Blak.) |
| „ *hiemalis* ♂ × | „ | *exponens* | (⚥) | 0 | (Burg). |
| * „ V (= *hiemalis* v.) ♂ × | „ | *heterogamus* | (⚥) | ♂ anormal | (Blak.) |
| „ „ „ ♂ × | *Absidia* | *spinosa* | (⚥) | ♂ normal | (Blak.) |
| „ „ „ ♂ × | „ | *glauca* | ♀ | normal | (Burg. Blak.) |

---

| | | | | |
|---|---|---|---|---|
| *Absidia glauca* ♀ × | *Absidia spinosa* | (⚥) | ♂ normal | (Burg.) |
| „ „ ♀ × | *Zygorrhynchus exponens* | (⚥) | ♂ normal, leicht erweit. | (Burg.) |
| „ „ ♂ × | *Absidia spinosa* | (⚥) | ♀ normal | (Burg.) |
| „ „ ♂ × | *Zygorrhynchus exponens* | (⚥) | ♀ normal, leicht erweit. | (Burg.) |

---

| | | | | | | | |
|---|---|---|---|---|---|---|---|
| *Absidia spinosa* (⚥) ♀ (♀ Tend.) × | *Zygorrhynchus exponens* | (⚥) | ♂ normal (♂ Tend.) | (Burg.) |
| „ „ (⚥) ♂ | „ | „ | (⚥) ♀ | 0 | (Burg.) |

* abnorme Kopulation (relative Sexualität).

Dieser verschiedene Ausfall der Kombinationen, der im extremen Fall direkt zu Reaktionen zwischen Zellen gleicher sexueller Tendenz führt, läßt sich wohl am einfachsten durch eine verschieden starke Valenz der Geschlechter der verschiedenen Arten und eine dadurch unter Umständen zustandekommende relative Sexualität erklären. Schon Blakeslee hat, da in manchen Kombinationen die Reaktionen nur unipolar (und die reziproken Kombinationen negativ) verlaufen, angenommen, daß *Zygorrhynchus heterogamus* im Rahmen der Synöcie eine männliche oder —-Tendenz hat, die übrigen *Z.*-Arten eine weibliche oder +-Tendenz. Dieser Erklärungsversuch geht schon in derselben Richtung wie der obige, doch würde ich es für richtiger halten, hier nur von verschieden

starken Valenzen der +- und —-Geschlechter der Mucorineen zu reden, die bei den betreffenden getrenntgeschlechtlichen Arten erblich festgelegt sind, bei den synöcischen dagegen phänotypisch bestimmt und zwar so labil, daß das „Geschlecht" noch durch entgegengesetzte sehr starke +-(♀)- und —-(♂)-

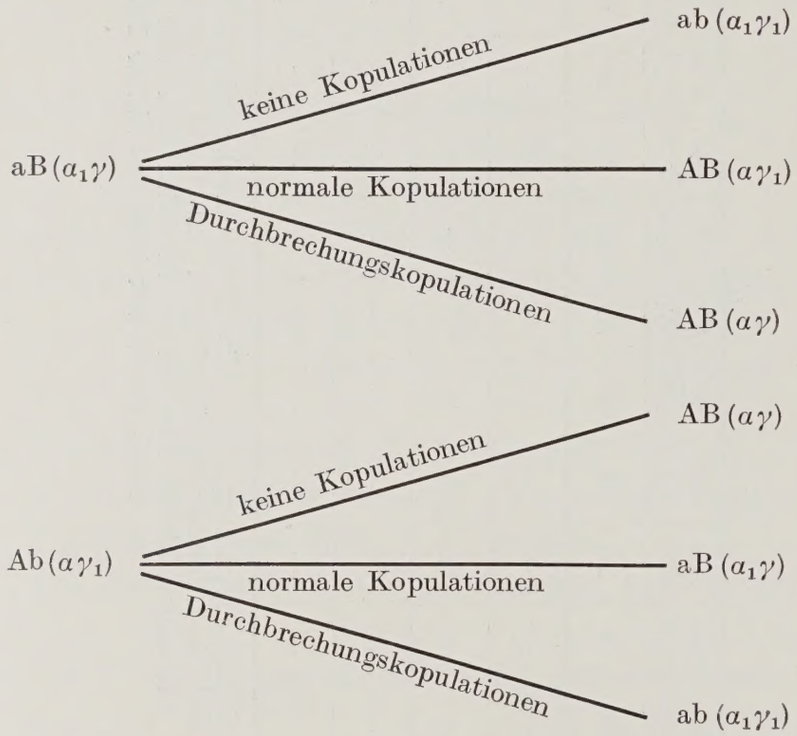
| | AB ($a\gamma$) | Ab ($a\gamma_1$) | Ab ($a\gamma_1$) | aB ($a_1\gamma$) | AB ($a\gamma$) | AB ($a\gamma$) | ab ($a_1\gamma_1$) | Ab ($a\gamma_1$) | aB ($a_1\gamma$) | aB ($a_1\gamma$) | AB ($a\gamma$) | Ab ($a\gamma_1$) | AB ($a\gamma$) | ab ($a_1\gamma_1$) | AB ($a\gamma$) | aB ($a_1\gamma$) | aB ($a_1\gamma$) |
|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|
| | 16 | 17 | 18 | 19 | 20 | 21 | 22 | 23 | 24 | 25 | 30 | 32 | 37 | 39 | 42 | 43 | 48 | 50 |
| AB ($a\gamma$) | − | − | − | +* | − | − | + | − | +* | +* | − | − | − | − | + | − | − | − |
| ab ($a_1\gamma_1$) | + | − | − | − | + | + | − | − | − | − | + | +* | + | + | − | + | − | − |
| Ab ($a\gamma_1$) | − | − | − | + | − | − | − | − | + | − | − | − | − | − | +* | − | + | + |
| aB ($a_1\gamma$) | − | + | + | − | − | − | − | + | − | − | − | + | − | − | − | − | − | − |

Abb. 88. *Coprinus picaceus* (Hymenomycet). Die „Durchbrechungskopulationen" sind mit * bezeichnet. In der linken Vertikalreihe sind die 4 Teststämme eingetragen. Brunswik hat nur die Reaktion gegen die oberen 3 (nicht gegen *aB*) geprüft. Die mutmaßlichen Formeln der Mycelien sind über den betreffenden Nummern angegeben. Nach Brunswik 1924 aus Kniep 1928.

Formen anderer Arten umgestimmt werden kann. Das ist natürlich wieder nichts anderes als eine relative Sexualität. Ob diese Deutung zutrifft, müssen weitere Versuche lehren, die hier recht aussichtsreich erscheinen.

Schließlich sind im Zusammenhang mit der relativen Sexualität noch besondere abnorme Sexualreaktionen bei den Basidiomyceten zu erwähnen, die

in Versuchen von Vandendries und Brunswik aufgetreten sind. Vandendries (1923, 1926) hat schon bei dem anscheinend bipolaren *Paneolus campanulatus L.* und *P. separatus* L. sowie dem vermutlich tetrapolaren *Coprinus micaceus* Fr. gewisse Abweichungen vom normalen Geschlechtsverhalten gefunden, indem Kopulationen zwischen Mycelien eintraten, die eigentlich gleichen Geschlechtes sein sollten. Genauer hat Brunswik (1924b) derartige Erscheinungen bei *Coprinus picaceus* Fr. untersucht. Dieser Pilz zeigt im großen und ganzen eine Sexualität nach dem Viererschema (s. oben S. 52), doch treten ca. 25% Abweichungen auf, die Brunswik „Durchbrechungskopulationen" nennt. Abb. 88 gibt eine Übersicht der Resultate, die Kniep nach den Brunswikschen Versuchen zusammengestellt hat, und die eine gewisse Regelmäßigkeit in dem Auftreten der Abweichungen erkennen läßt. Es reagieren nämlich Haplonten aB nicht nur normal mit Ab, sondern mehr oder weniger unvollkommen auch mit einigen Haplonten AB, niemals jedoch mit einem der Gruppe ab. Desgleichen reagiert Ab normal mit aB und zeigt „Durchbrechungskopulationen" mit ab, nie aber mit AB. Das folgende nach Kniep gegebene Schema zeigt noch deutlicher als die obige Tabelle, daß die Durchbrechungskopulationen nur bei Gleichheit des B- oder b-Faktors nie bei Gleichheit des A- oder a-Faktors auftreten.




Wir haben nun im früheren Zusammenhang schon die Sexualität der Pilze nach dem Viererschema im Anschluß an Kniep durch quantitative Verschiedenheit der Geschlechtsfaktoren AB resp. $a\gamma$ zu erklären gesucht, dazu aber noch die relative Sexualität herangezogen. Man braucht nun zur Erklärung dieser „Durchbrechungskopulationen" nur anzunehmen, daß die Stärke der $\gamma$(B)- resp. $\gamma_1$(b)-Realisatoren innerhalb gewisser Grenzen schwanke (z. B. $\gamma$ von 50—55, $\gamma_1$ von 40—45), während die Stärke der $a$(A)- resp. $a_1$($a$)-Realisatoren ziemlich konstant bleibe. Indem $\gamma$ in einem Haplonten den Maximalwert, in einem andern dagegen den Minimalwert annehme, könnte die dadurch erzeugte Differenz genügen, um eine solche anormale Kopulation zu ermöglichen, wenn die betreffenden Haplonten verschiedene $a$(A)-Realisatoren, nämlich $a$(A) und $a_1$(a) besitzen. Auch Kniep (1928 S. 411) hat eine Erklärung

dieser abnormen Fälle gegeben, die im Prinzip auf dasselbe hinauskommt. Diese Erklärung erscheint uns um so naheliegender, als (wie oben ausführlich begründet) auch die normalen Sexualverhältnisse der nach dem Viererschema reagierenden Basidiomyceten nur unter Zugrundelegung der relativen Sexualität dem normalen Schema einer qualitativen Zweigeschlechtlichkeit eingegliedert werden können (s. oben S. 64 u. f.).

Wenn wir die hier in dem Kapitel „Relative Sexualität" berichteten Erscheinungen zusammenfassend überblicken, so erscheint trotz der vielfachen Lücken fast in jedem einzelnen Fall ihre Eingliederung unter diesen Begriff geboten. Nur durch diese Eingliederung ist es möglich, die sonst allgemein gültige Gesetzlichkeit der qualitativen Zweigeschlechtlichkeit auch auf diese Fälle anzuwenden, diese Fälle damit in Einklang zu bringen. Gewiß ist die Erklärung vielfach hypothetisch, und man mag der Anwendung dieser Anschauung auf die oben berichteten Verhältnisse bei den Mucorineen und Konjugaten zunächst nur den Wert einer brauchbaren Arbeitshypothese zubilligen. In den Fällen von *Ectocarpus* einerseits, *Dictyuchus* andererseits, scheint mir aber heute schon keine andere Deutungsmöglichkeit vorzuliegen. Die mehrfach geäußerte Auffassung, der auch Kniep zuneigt, diese Erscheinungen nicht auf die eigentliche zweigeschlechtliche Sexualität zu beziehen, sondern sie im Zusammenhang mit den Erscheinungen der sog. „multipolaren" Sexualität der Basidiomyceten auf verschiedene, vorwiegend quantitative Unterschiede von indifferenten kopulationsbedingenden Faktoren zurückzuführen (Oehlkers), ist hier unbedingt abzulehnen, da sich ja in den berichteten Fällen die echte Zweigeschlechtlichkeit ohne weiteres an dem Bau der Gameten (*Dictyuchus*) resp. an dem Verhalten der Gameten (*Ectocarpus*) auch bei den abnormen Kopulationen zu erkennen gibt.

Die weiteren Gründe, die uns veranlassen, in all den oben berichteten Fällen echte sexuelle Verschiedenheit anzunehmen, haben wir ja im Kapitel II schon kennen gelernt. Das gilt auch für die sog. multipolare Sexualität der Hymenomyceten. Wie früher bereits näher ausgeführt, lassen sich die gewiß merkwürdigen Sexualitätsverhältnisse dieser Pilze, auf Grund der Annahme einer relativen Sexualität ohne weiteres auf echte qualitative Zweigeschlechtlichkeit zurückführen. So viel auch noch aufzuklären ist, so erscheint der Begriff der relativen Sexualität doch geeignet, alle abweichenden widerspruchsvollen Befunde im Sexualverhalten niedriger Organismen mit der sonst allgemeinen, für alle Sexualprozesse geltenden Gesetzlichkeit der qualitativen Zweigeschlechtlichkeit in Einklang zu bringen.

Die wohlbegründete Auffassung, daß jeder Organismus, ja jede (haploide) Zelle, die Potenzen des ♂ und ♀ Geschlechts besitzt, und daß entweder äußere oder innere Entwicklungsbedingungen phänotypisch oder besondere Gene, ♂ und ♀ Geschlechtsrealisatoren, genotypisch bewirken, daß eine Zelle eine männliche oder weibliche Tendenz erhält (indem nur die einen Potenzen zur Entfaltung kommen), bildet demnach auch die Grundlage für die Erklärung der abnormen Kombinationen zwischen Gameten derselben sexuellen Tendenz. Je nach dem Grad (der Stärke, Valenz) der Förderung der männlichen oder weiblichen Potenz (resp. Hemmung der entgegengesetzten) kann die sexuelle Tendenz eines Organismus, eines Organs, einer Zelle, eine verschiedene Stärke (Valenz) erhalten, so daß bei Kombination zweier Gametensorten derselben Tendenz, aber von sehr verschiedener Stärke (Valenz), bei einer schwachen Sorte die Potenzen des entgegengesetzten Geschlechtes zur Entfaltung oder vielleicht richtiger gesagt, zur Auswirkung gelangen, wenn nur die Differenz zwischen den verschiedenen Valenzen bei der betreffenden Kombination groß genug ist.

Das ist im Prinzip die gleiche Auffassung, die auch GOLDSCHMIDT zur Erklärung der Intersexualitätserscheinungen der Metazoen herangezogen hat. Ein Unterschied besteht nur darin, daß bei den haploiden Organismen in der Regel (Ausnahme: Pilze vom Viererschema) die Konkurrenz und die Entfaltung der einen oder anderen Potenz direkt zwischen verschiedenen haploiden Gameten zur Auswirkung kommt, während bei den diploiden Metazoen die Konkurrenz zwischen männlichen und weiblichen Realisatoren innerhalb des diploiden Organismus sich abspielt.

Die hier zum Ausdruck gebrachte Auffassung unterscheidet sich in einer Hinsicht wesentlich von der, die ich früher zur Erklärung der Erscheinung der relativen Sexualität gegeben habe. Ich habe besonders in der Mitteilung über die Ectocarpusversuche (1925) und in meiner Allgemeinen Biologie (1927) die Meinung geäußert, daß die verschiedenen sexuellen Tendenzen und Valenzen durch verschiedene quantitative Mischung der eigentlichen Sexualitätspotenzen (Substanzen) zustande kämen, also der eigentlichen Geschlechtsfaktoren, nicht der Geschlechtsrealisatoren. Der inzwischen erfolgte Nachweis, daß die Geschlechtsbestimmung bei *Ectocarpus* trotz der strengen Getrenntgeschlechtlichkeit phänotypisch erfolgt, sowie die genaue vergleichende Durcharbeitung der gesamten vorliegenden Beobachtungen und Versuchsergebnisse läßt es mir aber wahrscheinlicher erscheinen, daß die eigentlichen Geschlechtspotenzen überall in gleicher Weise vorhanden sind, und daß die Geschlechtstendenz und ihre verschiedenen Valenzen bei phänotypischer Geschlechtsbestimmung durch Außenbedingungen, bei genotypischer durch die verschieden starke Wirkung von Realisatoren zustande kommen. Die Potenzen wären danach überall quantitativ gleich, nur die zwei Realisatoren sind quantitativ von verschiedener Stärke. Verschieden starke Realisatoren bewirken natürlich genau das gleiche, wie wenn die eigentlichen Geschlechtspotenzen (Substanzen) in quantitativ verschiedener Mischung vorhanden wären, da ja ihre Wirkung letzten Endes nur darin besteht, die Entfaltung der Potenzen bis zu einem gewissen Grad zu hemmen, resp. zu fördern, wodurch natürlich de facto auch die Potenzen quantitativ geringer (oder stärker) gemacht werden. Den Hauptvorzug, der der hier vertretenen Auffassung gegenüber der früheren zukommt, erblicke ich vor allem darin, daß die Herbeiführung einer männlichen oder weiblichen sexuellen Tendenz von bestimmter Stärke in prinzipiell gleicher Weise im Tier- und Pflanzenreich das Wesen der Sexualität ausmacht (wenn auch dieses Ziel in verschiedener Weise phänotypisch oder genotypisch erreicht wird), und daß dadurch nicht nur die normalen, sondern auch alle abnormen Sexualitätserscheinungen auf eine allgemeine Grundgesetzlichkeit zurückgeführt werden können. Wie ersichtlich, stimmt diese Erklärung auch mit der GOLDSCHMIDTschen Erklärung der Sexualität und Intersexualität überein, wenn man seine Geschlechtsfaktoren FF, Mm resp. Ff, MM nur als Realisatoren, nicht als Geschlechtspotenzen anspricht, und wenn man in der Lokalisation und der Art des Zusammenspieles dieser Realisatoren nur eine der verschiedenen Möglichkeiten erblickt, in der genetische Geschlechtsrealisatoren im Tier- und Pflanzenreich zur Ausbildung gelangt sind.

Es bestünde allerdings die Möglichkeit, die GOLDSCHMIDTsche Formulierung der genotypischen Geschlechtsbestimmung bei Metazoen auch auf die haplogenotypische, ja phänotypische Geschlechtsbestimmung der niederen Organismen anzuwenden, aber nur wenn man sie nicht als Realisatoren, sondern direkt als Geschlechtsfaktoren anspricht. Das führt aber dazu, gerade für die einfacheren Vorgänge der phänotypischen und haplogenotypischen Geschlechtsbestimmung der Protisten und Thallophyten viel kompliziertere Erklärungen

anzunehmen, als für die unstreitig komplizierteren und abgeleiteten Vorgänge der diplogenotypischen Geschlechtsbestimmung; und zwar kompliziertere, als sie durch die Versuchsergebnisse gefordert werden, Erklärungen, die zudem mit manchen Erfahrungen in direktem Widerspruch stehen (s. oben S. 25 u. 63), so daß sie besondere Zusatzhypothesen notwendig machen. Da es aber den Rahmen dieses Artikels überschreiten würde, diese zwei Möglichkeiten einer allgemeinen Theorie der Sexualität ausführlicher zu diskutieren, will ich mich hier mit diesen kurzen Andeutungen begnügen.

# Literaturverzeichnis


Ashby, S. F., 1920: Notes on two new diseases of the genus Phytophthora. West Indian Bull. **18**, p. 61—73.

—, 1921: Relation between Cacao pod rot and Coco-nut bud-rot. Agr. News (Barbados). **20**, p. 318.

—, 1922: Oospores in cultures of Phytophthora Faberi. Kew Bull. of Miscellan. Inform. p. 257—262.

de Bary, A. und Strasburger, E., 1877: *Acetabullaria mediterranea*. (1 Taf.) Bot. Ztg., **35**, p. 713—758.

Bauch, R., 1922: Kopulationsbedingungen und sekundäre Geschlechtsmerkmale bei *Ustilago violacea*. Biol. Zentralbl. **42**, S. 5—33.

—, 1923: Über *Ustilago longissima* und ihre Varietät *macrospora*. (6 Textabb., 1 Taf.) Zeitschr. f. Bot. **15**, S. 241—279.

—, 1925: Untersuchungen über die Entwicklungsgeschichte und Sexualphysiologie der *Ustilago bromivora* und *Ustilago grandis*. (4 Textabb.) Zeitschr. f. Bot. 17, S. 129—177.

—, 1927: II. Rassenunterschiede und sekundäre Geschlechtsmerkmale beim Antherenbrand. Biol. Zentralbl. **47**, S. 370—383.

Bělař, K., 1923: Untersuchungen an *Actinophyrs sol* Ehrenberg. I. Die Morphologie des Formwechsels. (8 Tafeln, 36 Fig.) Arch. f. Protistenk. **46**, S. 1—96.

—, 1924: Untersuchungen an *Actinophyrs sol* Ehrenberg. II. Beiträge zur Physiologie des Formwechsels (17 Fig., 2 Taf.) Arch. Protistenk. **48**, S. 371—435.

—, 1926: Formwechsel der Protistenkerne. (263 Fig.) Ergeb. u. Fortschr. d. Zool. **6**, S. 235.

Bensaude, M., 1918: Recherches sur le cycle évolutif et la sexualité chez les Basidiomycètes. (Thèse, Paris) Nemours, 156 S.

Berlin, H., 1924: Untersuchungen über Monocystideen in den *Vesiculae seminales* der schwedischen Oligochäten. (6 Tafeln.) Arch. f. Protistenk. **48**, S. 1—124.

Berthold, G., 1880: Die geschlechtliche Fortpflanzung von *Dasycladus clavaeformis* Ag. Bot. Zeitg. **38**, S. 648—651.

—, 1881: Geschlechtliche Fortpflanzung der eigentlichen Phäosporeen. Mittl. Zool. Station Neapel **2**, S. 401.

—, 1897: Bemerkungen zu der Abhandlung von Fr. Oltmanns „Über Scheinkopulationen bei Ectocarpeen und anderen Algen". Flora **83**, S. 415—425.

Blackman, V. H., 1904: On the fertilization, alternation of generations and general cytology of the Uredineae. (4 Taf.) Ann. of Bot. **18**, p. 323—373.

— and Fraser, H. C. J., 1906a: I. On the sexuality and development of the Ascocarp of *Humaria granulata* Quél. (3 Taf.) Proc. Roy, Soc. London Ser. **77**, p. 354—368.

—, —, 1906b: II. Further studies on the sexuality of the Uredineae. (2 Taf.) Ann. of Bot. **20**, p. 35—48.

Blakeslee, A. F., 1904: Sexual reproduction in the Mucorineae. (4 Taf.) Proc. Amer. Acad. of Arts and Sc. **40**, p. 205—319.

—, 1906a: I. Zygospore germinations in the Mucorineae. (1 Taf.) Ann. mycologici **4**, p. 1—28.

—, 1906b: II. Differentiation of sex in thallus, gametophyte and sporophyte. (3 Fig., 1 Taf.) Bot. Gaz. **42**, p. 161—178.

—, 1907: Heterothallism in bread mold, *Rhizopus nigricans*. Bot. Gaz. **43**, p. 415—418.

—, 1913a: I. Conjugation in the heterogamic genus *Zygorrhynchus*. (2 Taf.) Mykol. Centralblatt **2**, p. 241—244.

—, 1913b: II. A possible means of identifying the sex of (+) and (—) races in the Mucors. (1 Fig.) Science **37**, p. 880—881.

—, 1915: Sexual reactions between hermaphroditic and dioecious Mucors. (2 Textabb., 3 Taf.) Biol. Bulletin **29**, p. 87—102.

—, 1920: Sexuality in Mucors. (4 Textabb.) Science N. S. **51**, p. 375—382; 403—409.

Blakeslee, A. F., 1921a: Sexual dimorphism in Cunninghamella. (1 Textabb.) Bot. Gazette **72**, p. 185—219.
—, 1921b: Technique in contrasting Mucors. (2 Textabb.) Bot. Gazette **72**, p. 162—172.
— and Cartledge, J. L., 1927: Sexual dimorphsm in mucorales. II. Interspecific reactions. Bot. Gaz. **84**, p. 51—58.
—, —, Welch, D. S. and Bergner, A. D., 1927: Sexual dimorphism in mucorales. I. Intraspecific reactions. (12 Tab.) Bot. Gaz. **84**, p. 27—50.
Boss, G., 1927: Beiträge zur Cytologie der Ustilagineen. (20 Fig.) Planta **3**, S. 597—627.
Brasil, L., 1905: Recherches sur la réproduction des Grégarines monocystidées. (2 Fig., 1 Taf.) Arch. zool. expér. et gén. Sér. 4, **3**. p, 17—38.
Bridges, C. B., 1925: Sex in relation to chromosomes and genes. (1 Tab.) Amer. Natur. **59**, p. 127—137.
Bristol, B. M., 1917: On the Life-history and Cytology of Chlorochytrium grande sp. nov. (2 Taf.) Annals of Botany **31**, p. 109—126.
—, 1920: A Review of the Genus Chlorochytrium Cohn. (3 Taf.) Journ. Linnean Soc. Bot. London **45**, p. 1—28.
Brown, J. G., 1918: Abnormal conjugation in Spirogyra. Bot. Gazette **66**, p. 269—271.
Brunswik, H., 1924a: I. Untersuchungen über die Geschlechts- und Kernverhältnisse bei der Hymenomycetengattung Coprinus. (3 Fig.) Botan. Abhandl. herausgegeb. v. Goebel **5**, 152 S.
—, 1924b: II. Neuere Untersuchungen über die Sexualitätsverhältnisse bei den Pilzen (Sammelreferat). Zeitschr. f. indukt. Abst. u. Vererbungsl. **24**, S. 214—228.
—, 1926: Die Reduktionsteilung bei den Basidiomyceten. Zeitschr. f. Bot. **18**, S. 481—498.
Burgeff, H., 1912: Über Sexualität, Variabilität und Vererbung bei *Phycomyces nitens*. Ber. d. Dtsch. Bot. Ges. **30**, S. 679—685.
—, 1914: Untersuchungen über Variabilität, Sexualität und Erblichkeit bei *Phycomyces nitens* Kunze. (20 Textabb., 4 Taf.) Flora **107**, S. 259—316.
—, 1915: Untersuchungen über Variabilität, Sexualität und Erblichkeit bei *Phycomyces nitens* Kunze II. (13 Fig.) Flora **108**, S. 353—448.
—, 1924: Untersuchungen über Sexualität und Parasitismus bei Mucorineen. I. (43 Fig., 4 Taf.) Bot. Abhdl. herausgegeb. v. Goebel **4**, 135 S.
—, 1925: Über Arten und Artkreuzung in der Gattung Phycomyces Kunze. (2 Textabb.) Flora (Goebel-Festschr.) **118/119**, S. 40—46.
— und Seybold, A., 1927: Zur Frage der biochemischen Unterscheidung der Geschlechter. Zeitschr. f. Bot. **19**, S. 497—537.
Bütschli, O., 1888/89: Protozoa. Bd. III. In Bronns, Klassen und Ordnungen des Tierreichs.

Carter, N., 1926: An Investigation in the Cytology and Biology of the Ulvaceae. (2 Taf.) Ann. of Botany **40**, p. 665—689.
Caullery, M. & Mesnil, F., 1905: Recherches sur les Actinomyxidies. I. (7 Fig, 1 Taf.) Arch. Protistenk. **6**, p. 272—308.
Chodat, R., 1916: Sur l'isogamie, l'hétérogamie, la conjugaison et la superfétation chez une algue verte. Arch. d. sci. phys. et naturelles **41**, p. 155—157.
Cholnoky, B. v., 1927: Über die Auxosporenbildung von *Rhoicosphenia curvata* (Kg.) Grun. (1 Taf.) Arch. Protistenk. **60**, S. 8—33.
—, 1928: Über die Auxosporenbildung der *Anomoeneis sculpta* E. Cl. (4 Taf.) Arch. Protistenkunde **63**, S. 23—57.
Christman, A. H., 1905: Sexual reproduction in the rusts. Bot. Gaz. **39**, p. 267—275.
—, 1907: The alternation of generations and the morphology of the spore forms in the rusts. (1 Taf.) Bot. Gazette **44**, p. 81—101.
Claussen, P., 1908: Über Eientwicklung und Befruchtung bei *Saprolegnia monoica*. (2 Taf.) Ber. d. Deutsch. Bot. Ges. **26**, S. 144—161.
—, 1912: Zur Entwicklungsgeschichte der Ascomyceten. *Pyronema confluens*. (13 Fig., 6 Taf.) Zeitschr. f. Bot. **4**, S. 1—64.
—, 1921: Entwicklungsgeschichtliche Untersuchungen über den Erreger der als „Kalkbrut" bezeichneten Krankheit der Bienen. (24 Fig., 3 Taf.) Arb. a. d. biol. Reichsanst. f. Land- u. Forstwirtsch. **10**, S. 467—521.
Clint, C., 1926: The Life History of Cytology of *Sphacelaria cirrhosa* var. *Aegagropila*. Brit. Assoc. Advancem. of Sc. Journ. Scient. Transact. **77**.
Correns, C., 1906: Die Vererbung der Geschlechtsformen bei den gynodiöcischen Pflanzen. (8 Tab.) Ber. Dtsch. Bot. Ges. **24**, S. 459—474.
—, 1907: Die Bestimmung und Vererbung des Geschlechts nach neuen Versuchen mit höheren Pflanzen. (9 Fig.) Berlin. 81 S.
—, 1913: Geschlechtsverteilung und Geschlechtsbestimmung bei Pflanzen. Handwörterb. d. Naturw., Jena, **4**, S. 975—989.

Correns, C., 1920: Die geschlechtliche Tendenz der Keimzellen gemischtgeschlechtlicher Pflanzen. (2 Fig.) Zeitschr. f. Bot. **12**, S. 49—59.
—, 1926: Über Fragen der Geschlechtsbestimmung bei höheren Pflanzen. Zeitschr. f. indukt. Abst. u. Vererbungsl. **41**, S. 5—40.
—, 1928: Bestimmung, Vererbung und Verteilung des Geschlechtes bei den höheren Pflanzen. (77 Fig.) Handb. Vererbungswiss. **2**, Lfg. 3. Borntraeger, Berlin.
— und Goldschmidt, R., 1913: Die Vererbung und Bestimmung des Geschlechts. (55 Textabb.) Berlin.
Couch, J. N., 1926: II. Heterothallism in Dictyuchus, a genus of the Water Moulds. (4 Taf.) Ann. of Bot. **40**, p. 849—881.
Craigie, J. H., 1927a: Discovery of the function of the Pycnia of the rust fungi. (2 Fig.) Nature **120**, p. 765—767.
—, 1927b: Experiments on sex in rust fungi. (1 Fig.) Nature **120**, p. 116/117.
Cunningham, B., 1918: Cross-conjugation in *Spirogyra Weberi*. Bot. Gazette **66**, p. 272—273.
Curtis, K. M., 1921: The Life-History and Cytology of *Synchytrium endobioticum* (Schilb.) Perc. (5 Taf.) Transact. Roy. Soc. London, Ser. B., **210**, p. 409—478.
Czurda, V., 1925: I. Zur Kenntnis der Kopulationsvorgänge bei *Spirogyra*. (3 Taf.) Arch. f. Protistenk. **51**, S. 439—478.
—, 1925b: II. Zur Kenntnis der Geschlechtsverhältnisse bei *Spirogyra*. Ber. d. Deutsch. Bot. Ges. **42**, S. 441—444.
—, 1926: Die Reinkultur von Konjugaten. Arch. f. Protistenk. **53**, S. 215—242 und **54**, S. 355—358.

Dangeard, P. A., 1898: I. Mémoire sur les Chlamydomonadinées. (19 Fig.) Le Botaniste **6**, p. 65—290.
Derbès, A. & Solier, A.-I.-I., 1850: Sur les organes reproducteurs des algues. (6 Taf.) Ann. Sci. nat. bot. Ser. 3, **14**, p. 261—282.
—, —, 1856: Mémoire sur quelques points de la Physiologie des Algues. (23 Taf.) Suppl. Compt. rend. Acad. Sci. Paris, **1**, p. 1—120.
Derx, H. G., 1925: L'hétérothallie dans le genre Penicillium (Note préliminaire). Bull. Soc. Mycol. de France **41**, p. 375—381.
—, 1926: Heterothallism in the Genus Penicillium. A preliminary note. Transact. Brit. Mycol. Soc. **11**, p. 108—112.
Dickinson, S., 1927: Experiments on the physiology and genetics of the smut fungi. — Hyphal Fusion. (3 Fig., 1 Taf.) Proc. Roy. Soc. London, **101**, p. 126—136.
—, 1928: Experiments on the physiology and genetics of the smut fungi. Cultural characters. I. Their permanence and segregation. Proc. Roy. Soc. London, **103**, p. 547—555.
Dobell, C., 1925: The life-history and chromosome cycle of *Aggregata eberthi*. (3 Fig., 6 Taf.) Parasitology **17**, p. 1.
— and Jameson, A. P., 1915: The chromosome cycle in Coccidia and Gregarines. Proc. Roy. Soc., Ser. B, **89**, p. 83.
Dodge, B. O., 1920: The life history of *Ascobolus magnificus*. Origin of the Ascocarp from two strains. (28 Fig., 2 Taf.) Mycologia **12**, p. 115—134.
—, 1927: Nuclear phenomena associated with heterothallism and homothallism in the Ascomycete neurospora. (5 Fig., 3 Taf.) Journ. Agric. Res. **35**, p. 289—305.
—, 1928: Unisexual conidia from bisexual mycelia. (1 Fig.) Mycologia **20**, p. 226—234.
Doflein, F., 1927: Lehrbuch der Protozoenkunde. 5. Auflage. Neubearb. von E. Reichenow. Verlag G. Fischer, Jena.
Dogiel, V., 1925: Die Geschlechtsprozesse bei Infusorien (speziell den Ophryoscoleciden), neue Tatsachen und theoretische Erwägungen. (7 Taf., 64 Fig, 1 Schema). Arch. f. Protistenk. **50**, S. 283—442.

Enriques, P., 1907: La coniugazione e il differenziamento sessuale negli Infusori, I. (4 Taf., 2 Fig.) Arch. f. Protistenk. **9**, p. 195—296.
—, 1908: Die Konjugation und sexuelle Differenzierung der Infusorien. II. Abh.: Wiederkonjugante und Hemisexe bei Chilodon. (6 Fig., 2 Taf.) Arch. f. Prot. **12**, S. 213—276.

Faull, J. H., 1912: The Cytology of *Laboulbenia chaetophora* and *L. Gyrinidarum*. (4 Taf.) Ann. of Bot. **26**, p. 325—356.
Fraser, H. C. J., 1907: On the sexuality and development of the ascocarp of *Lachnea stercorea*. (2 Taf.) Ann. of Bot. **21**, p. 349—360.
—, 1908: Contributions to the cytology of *Humaria rutilans* Fries. (2 Taf.) Ann. of Bot. **22**, p. 35—56.
Funke, G. L., 1924: Die Isolierung von Basidiosporen mit dem Mikromanipulator von Janse und Péterfi. Zeitschr. f. Bot. **16**, S. 619—623.

Gage, G. R., 1927: Studies of the life history of *Ustilago avenae* (Pers.) Jensen and of *Ustilago levis* (Kell u. Swing.) Magn. (4 Taf.) Cornell Agric. Exper. Stat. Mem. **109**, 33 S.
Gäumann, E., 1926: Vergleichende Morphologie der Pilze. (398 Textabb.). Jena, 626 S.
Geitler, L., 1927a: Reduktionsteilung, Kopulation und Parthenogenese bei der pennaten Diatomee *Cocconeis placentula*. (8 Textabb.). Biol. Zentralbl. **47**, S. 307—318.
—, 1927b: Die Reduktionsteilung und Kopulation von *Cymbella lanceolata*. (14 Fig., 2 Taf.) Arch. f. Protistenk. **58**, S. 465—507.
—, 1927c: Somatische Teilung, Reduktionsteilung, Kopulation und Parthenogenese bei *Cocconeis placentula*. (29 Fig., 3 Taf.) Arch. Protistenk. **59**, S. 506—549.
—, 1928a: Autogamie bei Amphora. (3 Fig.) Österr. bot. Ztschr. **77**, S. 81—91.
—, 1928b: Neue Untersuchungen über die Sexualität der pennaten Diatomeen. (10 Fig.) Biol. Zentralbl. **48**, S. 648—663.
—, 1928c: Kopulation und Geschlechtsverteilung bei einer *Nitzschia*-Art. (13 Fig.) Arch. Protistenk. **61**, S. 419—442.
Goldschmidt, R., 1920a: Mechanismus und Physiologie der Geschlechtsbestimmung. (113 Fig.) Berlin, Borntraeger. 251 S.
—, 1920b: Untersuchungen über Intersexualität. (84 Fig., 11 Taf.) Zeitschr. f. ind. Abst. und Vererbungsl. **23**, S. 1—199.
—, 1927: Die zygotischen sexuellen Zwischenstufen und die Theorie der Geschlechtsbestimmung. (47 Fig.) Ergeb. d. Biol. **2**, S. 554—684.
Granata, L., 1914: Ricerche sul ciclo evolutivo di *Haplosporidium limnodrili* Granata. (7 Fig., 3 Taf.) Arch. f. Protistenk. **35**, p. 47—79
Grubb, V. M., 1925: The male organs of the Florideae. (36 Textabb.) Journ. Linn. Soc. London, Bot. **47**, p. 177—255.

Hanna, W. F., 1925: The problem of sex in *Coprinus lagopus*. (15 Tabellen.) Ann. of Bot. **39**, p. 431—457.
—, 1928: Sexual Stability in Monosporous Mycelia of *Coprinus lagopus*. (1 Textf.) Ann. of Bot. **42**, p. 379—391.
Harder, R., 1926: Mikrurgische Untersuchungen über die geschlechtliche Tendenz der Paarkerne des homothallischen *Coprinus sterquilinus* Fr. (5 Textabb.) Planta **2**, S. 446—453.
—, 1927: II. Zur Frage nach der Rolle von Kern und Protoplasma im Zellgeschehen und bei der Übertragung von Eigenschaften (nach mikrurgischen Untersuchungen an Hymenomyceten). (9 Textabb., 2 Taf.) Zeitschr. f. Bot. **19**, S. 337—407.
Harper, R. A., 1900: Sexual production in *Pyronema confluens* and the morphology of the Ascocarp. (3 Taf.) Ann. of Bot. **14**, p. 321.
—, 1905: Sexual Reproduction and Organiszation of the Nucleus in Certain Mildews. (7 Taf.) Carnegie Inst. Wash. Publ. Nr. 37, 104 S.
Hartmann, M., 1909: Autogamie bei Protisten und ihre Bedeutung für das Befruchtungsproblem (27 Fig.) Arch. f. Protistenk. **14**, S. 264.
—, 1918a: Ergebnisse und Probleme der Befruchtungslehre im Lichte der Protistenforschung. (9 Fig.) Naturwissensch. **6**, S. 349 und 368.
—, 1918b: Theoretische Bedeutung und Terminologie der Vererbungserscheinungen bei haploiden Organismen (Chlamydomonas, Phycomyces, Honigbiene). (5 Fig.) Zeitschr. f. ind. Abst. u. Vererbungsl. **20**, S. 1—26.
—, 1921: Praktikum der Protozoologie. (128 Fig.) 4. Aufl. Jena, G. Fischer. 146 S.
—, 1923: Über sexuelle Differenzierung und relative Sexualität. (10 Fig.) Studia Mendeliana. Brünn, S. 203—228.
—, 1925a: Untersuchungen über relative Sexualität. (1 Fig., 4 Tab.) Biol. Zentralbl. **45**, S. 449—467.
—, 1925b: Über relative Sexualität bei *Ectocarpus siliculosus*. (2 Fig., 2 Tab.) Naturwissensch. **13**, S. 975—980.
—, 1927: Allgemeine Biologie. (564 Fig., 1 Taf.) Fischer, Jena. 756 S.
Hemleben, H., 1922: Über den Kopulationsakt und die Geschlechtsverhältnisse der Zygnemales. (25 Fig.) Bot. Arch. **2**, S. 249—259, 261—277.
— 1923: Einige Bemerkungen über Generationswechsel, Abstammung und Geschlechtsverhältnisse der Zygnemales. Zeitschr. f. indukt. Abst. u. Vererbungsl. **31**, S. 185—191.
Hertwig, G., 1921: Das Sexualitätsproblem. Biol. Zentralbl. **41**, S. 49—87.
Hertwig, R., 1889: Über die Konjugation der Infusorien. (4 Taf.) Abh. d. Akad. Wiss. München, **17**, S. 1—83.
—, 1912: Über den derzeitigen Stand des Sexualitätsproblems. (7 Fig.) Biol. Zentralbl. **32**, S. 1, 65, 129.
Hieronymus, G., 1887: Über einige Algen des Riesengebirges. Jahresber. Schles. Ges. vaterl. Kultur **65**, S. 293—297.

Hoyt, W. D., 1907: Periodicity in the Production of the sexual cells of *Dictyota dichotoma*. Bot. Gazette **43**, p. 383—392.
—, 1910: Alternation of generations and sexuality in *Dictyota dichotoma*. Bot. Gazette **49**, p. 55—57.
Humphrey, J. E., 1892: The Saprolegniaceae of the United States, with notes on other species. (7 Taf.) Transact. Amer. Philos. Soc. **17**, p. 63—148.

Ikeda, I., 1912: Studies on some sporozoan parasites of Sipunculoids. I. (1 Fig., 1 Taf.) Arch. Protistenk. **25**, p. 240—272.

Jollos, V., 1926: Untersuchungen über die Sexualitätsverhältnisse von *Dasycladus clavaeformis*. Biol. Zentralbl. **46**, S. 279—295.
Joyet-Lavergne, Ph., 1924: Les charactères cytoplasmiques de la sexualité dans les Grégarines. Compt. rend. Acad. Sci. Paris, **179**, p. 1212.
—, 1926: Les colorations vitales des Grégarines et les charactères de sexualisation du cytoplasme. Compt. rend. Acad. Sci. Paris, **182**, p. 1295.

Kanouse, B. B., 1924: The life-history of a new homothallic Mucor. (2 Taf.) Papers Michig. Acad. Sci. Arts and Letters **3**, p. 123—130.
Kern, Frank D., 1928: Heterothallism in the rusts. Science **68**, Nr. 1763, p. 351.
Kirby, R. S., 1923: Heterothallism in *Ophiobolus cariceti* (B. et Br.) Sac. Phytopathology **13**, S. 35.
Klebs, G., 1881: Beiträge zur Kenntnis niederer Algenformen. (2 Taf.) Bot. Zeitg. **39**, S. 249ff.
—, 1890: Über die Vermehrung von *Hydrodictyon utriculatum*. Flora **73**, S. 351—410.
—, 1896: Die Bedingungen der Fortpflanzung bei einigen Algen und Pilzen. (15 Textabb., 3 Taf.) Jena, 543 S.
—, 1899: Zur Physiologie der Fortpflanzung einiger Pilze. II. *Saprolegnia mixtra* de Bary. (2 Textabb.) Pringsh. Jahrb. f. wissensch. Bot. **33**, S. 515—593.
Kniep, H., 1907: Beiträge zur Keimungsphysiologie und -biologie von *Fucus*. (12 Textabb.) Jahrb. f. wiss. Bot. **44**, S. 635—724.
—, 1911: Über das Auftreten von Basidien im einkernigen Mycel von *Armillaria mellea* Fl. Dan. (2 Taf.) Ztschr. Bot. **3**, S. 529—553.
—, 1913a: Beiträge zur Kenntnis der Hymenomyceten. I. (1 Fig., 2 Taf.) Zeitschr. f. Bot. **5**, S. 593—609.
—, 1913b: Beiträge zur Kenntnis der Hymenomyceten II. (3 Taf.) Ztschr. Bot. 5, S. 610—637.
—, 1915: Beiträge zur Kenntnis der Hymenomyceten III. (20 Fig., 1 Taf.) Ztschr. f. Bot. **7**, S. 369—398.
—, 1916: Beiträge zur Kenntnis der Hymenomyceten IV. (1 Taf.) Ztschr. f. Bot. 8, S. 353—359.
—, 1917: Beiträge zur Kenntnis der Hymenomyceten V. (14 Fig., 3 Taf.) Ztschr. f. Boz. **9**, S. 81—118.
—, 1918: Über die Bedingungen der Schnallenbildung bei den Basidiomyceten. Flora **111**, S. 380—395.
—, 1919: Untersuchungen über den Antherenbrand (*Ustilago violacea* Pers.). Ztschr. Bot. **11**, S. 257—284.
—, 1920: Über morphologische und physiologische Geschlechtsdifferenzierung. Verh. Phys., med. Ges. Würzburg, N. F. **46**, S. 1—18.
—, 1921: Über *Urocystis Anemones* (Pers.) Wint. (1 Taf.) Ztschr. Bot. **13**, S. 289—311.
—, 1922: Über Geschlechtsbestimmung und Reduktionsteilung. Verh. Phys.-med. Ges. Würzburg, N. F. **47**, S. 1—28.
—, 1923: Übererbliche Änderungen von Geschlechtsfaktoren bei Pilzen. Ztschr. ind. Abstl. **31**, S. 170—183.
—, 1926: Über Artkreuzungen bei Brandpilzen. (35 Fig.) Ztschr. Pilzkunde, N. F. **5**, S. 217 bis 247.
—, 1928: Die Sexualität der niederen Pflanzen. (221 Fig.) Fischer, Jena.
Knight, Margery, 1923: Studies in the Ectocarpaceae. I. The Life History and Cytology of *Pylaiella litoralis*. Kjellm. (7 Taf.) Transact. R. Soc. Edinburgh **53**, p. 343—360.
Korschikow, A., 1926: I. On some new organisms from the groups Volvocales and Protococcales. (14 Fig., 9 Taf.) Arch. Protistenk. **55**, p. 439—503.
Kuckuck, P., 1899: I. Beiträge zur Kenntnis der Meeresalgen (45 Fig., 7 Taf.) Wiss. Meeresuntersuch., Abt. Helgoland, N. F. **3**, S. 47—116.
—, 1900: II. Beiträge zur Kenntnis der Meeresalgen. 9. Über den Generationswechsel von *Cutleria multifida* (Engl. Bot.) Grev. Wiss. Meeresunters., Atlg. Helgoland, N. F. **3**, S. 13.
—, 1912: Beiträge zur Kenntnis der Meeresalgen. Wiss. Meeresunters., Abt. Helgoland, N. F. **5**, S. 117—226. — 10. Neue Untersuchungen über Nemoderma Schousboe,

(18 Textabb., Taf. 4—6), S. 117—152. — 11. Die Fortpflanzung der Phaeosporeen. (4 Textabb., Taf. 7—8), S. 153—186. — 12. Über *Platoma Bairdii* (Farl.) Kck. (17 Textabb., Taf. 9—11), S. 187—208. — 13. Untersuchungen über *Chrysymenia*. (7 Textabb., Taf. 12—13), S. 209—226.

Kuckuck, P., 1917: Über Zwerggenerationen bei *Pogotrichum* und über die Fortpflanzung von *Laminaria*. (5 Fig.) Ber. d. d. bot. Ges. **35**, S. 557—578.

Kylin, H., 1916a: I. Die Entwicklungsgeschichte und die systematische Stellung von *Bonnemaisonia asparagioides* (Woodw.) Ag. nebst einigen Worten über den Generationswechsel der Algen. (11 Fig.) Ztschr. f. Bot. **8**, S. 545—586.

—, 1916b: IV. Über den Generationswechsel bei *Laminaria digitata*. (5 Fig.) Svensk. Bot. Tidskrift **10**, S. 551—561.

—, 1916c: V Über die Befruchtung und Reduktionsteilung bei *Nemalion multifidum*. (7 Fig.) Ber. d. d. bot. Ges. **34**, S. 257—271.

—, 1916d: VI. Die Entwicklungsgeschichte von *Griffithsia corallina* (Lightf.) Ag. (11 Fig.) Ztschr. f. Bot. **8**, S. 97—123.

—, 1923: Studien über die Entwicklungsgeschichte der Florideen. (82 Textabb.) Kgl. Svensk. Vetenk. Akad. Handlingar. **63**, Nr. 11, S. 3—139.

Laibach, Fr., 1926: Zur Zytologie von Monoblepharis. (3 Textabb.). Ber. d. Dtsch. bot. Ges., Generalvers.-Heft **44**, S. 59—64.

—, 1927: Zytologische Untersuchungen über Monoblepharideen. (12 Textabb., Taf. 12—13.) Pringsheims Jahrb. f. wiss. Bot. **66**, S. 596—630.

—, 1928: Über Zellfusionen bei Pilzen. (21 Fig.) Planta, **5**, p. 340—359.

Léger, L., 1904: La reproduction sexuée chez les Stylorhynchus. (8 Fig., 2 Taf.) Arch. f. Protistenk. **3**, p. 303—357.

— und O. Duboscq, 1909: Etude sur la sexualité chez les Grégarines. (33 Fig., 5 Taf.) Arch. Protistenk. **47**, p. 19—134.

Lehfeldt, W., 1923: Über die Entstehung des Paarkernmycels bei heterothallischen Basidiomyceten. (1 Taf.) Hedwigia **64**, S. 13—51.

Lendner, A., 1920: L'hétérothallisme des Coprins. (9 Textabb.) Bull. de la Soc. bot. de Genève, 2. Sér. **12**, p. 337—352.

Lewis, J. F., 1912: Alternation of generations in certain Florideae. Bot. Gaz. **53**, p. 236—242.

Lindner, P., 1812: Unterschiedliches Verhalten eines +- und —-Stammes von „*Phycomyces nitens*" gegenüber verschiedenen Zuckerarten. (3 Textabb.) Wochenschr. f. Brauerei **27**, S. 277—278.

—, 1906: Eine nochmalige Nachprüfung des Verhaltens zweier *Phycomyces*-Stämme gegenüber verschiedenen Zuckerarten und ihres Zygosporenbildungsvermögens. (4 Textabb.) Ber. d. Dtsch. bot. Ges. **34**, S. 446—452.

Lloyd, Fr. E., 1926a: I. Maturation and Conjugation in *Spirogyra longata*. (4 Taf.) Transact. R. Canad. Inst. Toronto **15**, p. 153—192.

—, 1926b: II. Studies on *Spirogyra*. I., II. (2 Taf.) Transact. Roy. Soc. of Canada, 2. Ser., 20, Sect. V., p. 75—110.

Lorbeer, G., 1927: Untersuchungen über Reduktionsteilung und Geschlechtsbestimmung bei Lebermoosen. (191 Textabb., Taf. 1—4.) Ztschr. f. indukt. Abst. u. Vererbungsl. **14**, S. 1—109.

Martin, E. M., 1924: Cytological studies of *Taphrina Coryli Nishida* on *Corylus americana*. (2 Taf.) Transact. Wisconsin Acad. of Sci., Arts, Letters **21**, p. 345—356.

—, 1925: Cultural and morphological studies of some species of Taphrina. (2 Fig.) Phytopathology **15**, p. 67—76.

Maurizio, A., 1895: Zur Kenntnis der schweizerischen Wasserpilze, nebst einigen Angaben über eine neue Chytridinee. (1 Taf.) Jahresber. d. Naturforsch.-Ges. Graubündens, N. F. **38**, S. 9—38.

Mc Cormick, Fl. A., 1911: Homothallic conjugation in Rhizopus. (1 Textabb.) Bot. Gaz. **51**, S. 229—230.

Mounce, J., 1921: Homothallism and the Production of Fruit-bodies by monosporous Mycelia in the genus Coprinus. (2 Taf.) Transact. Brit Myc. Soc. **7**, p. 198—216.

—, 1922: Homothallism and Heterothallism in the genus Coprinus. Transact. Brit. Myc. Soc. **7**, p. 256—269.

—, 1923: The production of Fruit-bodies of Coprinus in Laboratory Cultures. Transact. Brit. Myc. Soc. **8**, p. 221—226.

—, 1926: A preliminary note on *Fomes pinicola* Fr. and *Pholiota adiposa* Fr. — two heterothallic species of pood-destroying fungi. Phytopathology **16**, p. 757—758.

Mühl, S., 1921: Beitrag zur Kenntnis der Morphologie und Physiologie der Mehlwurmgregarinen. (14 Fig., 2 Taf.) Arch. Protistenk. **43**, S. 361—414.

Murphy, P. A., 1918: The morphology and Cytology of the Sexual Organs of *Phytophtora erythroseptica*, Pethybr. (2 Taf.) Ann. of Bot. **32**, p. 115—153.

Namyslowski, B., 1920: Etat actuel des recherches sur les phénomènes de la sexualité des Mucorinées. (9 Textabb.) Rev. gén. de botanique **32**, p. 193—213.

Naumow, N. A., 1916: La synonymie de *Mucor Mucedo* Auct. *Rhizopus Artocarpi* Racib. et la production sexuelle des Mucorinées. (1 Taf.) Journ. Soc. bot. de Russie **1**, p. 129—138.

Naville, A., 1927: Le cycle chromosomique et la méiose chez les monocystis. (3 Taf.) Zeitschr. f. Zellfg. **6**, p. 257—284.

Newton, D. E., 1926a: I. The bisexuality of individual strains of *Coprinus Rostrupianus*. (1 Taf.) Ann. of Botany **40**, p. 105—128.

—, 1926b: II. The distribution of spores of diverse sex on the hymenium of *Coprinus lagopus*. Ann. of Botany **40**, p. 891—917.

Nielsen, N., 1927: Studies on the Sexuality of Homothallic Mucors. (4 Textabb.) Hereditas **9**, p. 236—244.

Oehlkers, F., 1927: Erblichkeitsforschung bei Pflanzen. Dresden und Leipzig, 197 S.

Oltmanns, Fr., 1899: Über die Sexualität der Ectocarpeen. (1 Textabb.) Flora **86**, S. 86—99.

—, 1922—1923: Morphologie und Biologie der Algen. 3 Bde. Jena.

Orban, G., 1919: Untersuchungen über die Sexualität von *Phycomyces nitens*. (20 Fig., 2 Taf.) Beih. Bot. Zentralbl. I. **36**, S. 1—59.

Papadakis, 1922: Sur l'existence d'une copulation hétérogamique dans *Pichia farinosa* Lindn. (3 Textabb.) Comptes rend. Soc. Biol. Paris **56**, p. 447—448.

Paravicini, E., 1917: Untersuchungen über das Verhalten der Zellkerne bei der Fortpflanzung der Brandpilze. (5 Textabb., 6 Taf.) Annales mycologici **15**, p. 57—96.

Pascher, A., 1916: Über die Kreuzung einzelliger, haploider Organismen, Chlamydomonas. (5 Fig.) Ber. d. Dtsch. Bot. Ges. **34**, S. 228.

Pethybridge, G. H., 1913: On the rotting of potato tuber by a new species of Phytophthora having a method of sexual reproduction hitherto undescribed. (3 Taf.) Scientif. Proc. R. Dublin Soc. **13**, p. 529—565.

—, 1914: Further observations on *Phytophthora erythroseptica* Pethyb., and on the disease produced by it in the potato plant. (1 Taf.) Scientif. Proc. R. Dublin Soc. **14**, p. 179 bis 198

— and Murphy, P. A., 1913: On pure cultures of *Phytophtora infestans* de Bary, and the development of oospores. (2 Taf.) Scientif. Proceed. R. Dublin Soc. **13**, p. 566—588.

Prandtl, H., 1906: Die Konjugation zwischen *Didinium nasutum*. (12 Fig., 2 Taf.) Arch. f. Protistenk. **7**, S. 229.

Prell, H., 1921a: I. Das Problem der Unfruchtbarkeit. (2 Textabb.). Naturwiss. Wochenschr., N. F. **20**, Nr. 30, S. 440—446.

—, 1921b: II. Anisogametie, Heterogametie. Aethogametie als biologische Wege zur Förderung der Amphimixis. Arch. f. Entwicklungsmech. **49**, S. 463—490.

Rawitscher, F., 1912: Beiträge zur Kenntnis der Ustilagineen. I. (20 Fig., 1 Taf.) Ztschr. f. Bot. **4**, S. 673—706.

—, 1922: Beiträge zur Kenntnis der Ustilagineen. II. (2 Textabb., 2 Taf.) Zeitschr. f. Bot. **14**, S. 273—296.

Reichenow, E., 1921: Die Hämococcidien der Eidechsen. Vorbemerkungen und I. Teil. Die Entwicklungsgeschichte von Karyolysus. (17 Fig., 8 Taf.) Arch. f. Protistenk. **42**, S. 179—291.

Reinke, J., 1876: Über das Wachstum und die Fortpflanzung von *Zanardinia collaris* Crouan. (1 Taf.) Ber. d. Kgl. Akad. Wiss. Berlin, S. 565—578.

—, 1878a: I. Entwicklungsgeschichtliche Untersuchungen über die Dictyotaceen des Golfs von Neapel. (7 Taf.) Nova Acta Acad. Leop. Carol. **40**, p. 1—56.

—, 1878b: II. Entwicklungsgeschichtliche Untersuchungen über die Cutleriaceen des Golfs von Neapel. (4 Taf.) Nova Acta Acad. Leop. Carol. **40**, p. 59—96.

Saito, K. & Naganishi, H., 1915: Bemerkungen zur Kreuzung zwischen verschiedenen Mucor-Arten. (4 Taf.) Bot. Mag. Tokyo **29**, S. 149—154.

Sartory, A., Sartory, R. & Meyer, I., 1928: Contributions à l'étude biologique de l'*Aspergillus furnigatus* Fresenius issu des sonches sexuées et asexuées. Compt. rend. Soc. Biol. **98**, p. 215.

Satina, S. & Blakeslee, A. F., 1925: Studies on biochemical differences between (+) and (—) sexes in Mucors. Proc. Nat. Acad. of Sci. **11**, p. 528—534.

—, —, 1927: Further studies on biochemical differences between sexes in plants. Proc. Nat. Acad. of Sci. **13**, p. 115—122.

Sauvageau, C., 1899: I. Les Cutlériacées et leur alternance de générations. (1 Taf.) Ann. Sci. nat. Bot. Ser. 8, **10**, p. 265—359.
—, 1907: I. Sur une nouvelle complication dans l'alternance des générations des Cutleria. Compt. rend. Soc. Biol. **63**, p. 139—141.
—, 1908a: I. Sur la germination des zoospores de l'*Aglaozonia melanoidea*. Compt. rend. Soc. Biol. **64**, p. 697—698.
—, 1908b: Sur la germination parthénogénétique du *Cutleria adspersa*. II., III. Compt. rend. Soc. Biol., II. **64**, p. 698—700; III. **65**, p. 165—167.
—, 1915: II. Sur la sexualité hétérogamique d'une Laminaire (*Saccorhiza bulbosa*). (1 Fig.) Compt. rend. Acad. Sci. Paris, **161**, p. 796—799.
—, 1916a: I. Sur les gamétophytes de deux Laminaires (*L. flexicaulis* et *L. saccharina*). Compt. rend. Acad. Sci. Paris, **162**, p. 601—604.
—, 1916b: II. Sur la sexualité hétérogamique d'une Laminaire (*Alaria esculenta*). Compt. rend. Acad. Sci. Paris, **162**, p. 840—842.
—, 1918: Recherches sur les Laminaires des Côtes de France. (85 Textabb.) Mém. de l'Acad. des Sci. **56**, p. 1—240.
Seyfert, R., 1927: Über Schnallenbildung im Paarkernmycel der Brandpilze. (22 Textabb.) Ztschr. f. Bot. **19**, S. 577—601.
Shear, C. L. & Dodge, B. O., 1927: Life histories and heterothallism of the bred-mold fungi of the *Monilia sitophila* group. (2 Taf.) Journ. Agric. Res. **34**, p. 1019—1042.
Skupienski, F. X., 1927: Sur le cycle évolutif chez une espèce de Myxomycète endosporée. *Didymium difforme* (Duby). Etude cytologique. Compt. rend. Acad. des Sci. Paris, **184**, p. 1341.
Smith, E. Ph., 1922: A Note on Conjugation in Zygnema. (1 Taf.) Ann. of Bot. **36**, p. 301.
Svedelius, N., 1911: Über den Generationswechsel bei *Delesseria sanguinea*. (16 Textabb., 2 Taf.) Svensk. bot. Tidskr. **4**, S. 260.
—, 1915: Zytologisch-entwicklungsgeschichtliche Studien über *Scinaia furcellata*; ein Beitrag zur Frage der Reduktionsteilung der nicht Tetrasporen bildenden Florideen. (32 Fig.) Nova Acta Reg. Soc. Scient. Upsal. Ser. IV., **4**, 4. Heft, 55 S.
—, 1916: Das Problem des Generationswechsels bei den Florideen. (14 Fig.) Naturw. Wochenschr., N. F. **15**, S. 353.
Swarczewsky, B., 1914: Über den Lebenszyklus einiger Haplosporidien. (10 Fig., 5 Taf.) Arch. f. Protistenk. **33**, S. 49—108.
Schaudinn, F., 1902: Studien über krankheitserregende Protozoen. I. *Cyclospora caryolytica*, der Erreger der perniziösen Enteritis des Maulwurfs. Arb. Kaiserl. Gesundheitsamt **18**, S. 378.
—, 1905: Neuere Forschungen über die Befruchtung bei Protozoen. Verh. Dtsch. Zool. Ges., 1905.
Scherffel, A., 1925: Endophytische Phycomyceten-Parasiten der Bacillariaceen. (5 Taf.) Arch. f. Protistenk. **52**, S. 1—141.
Schiller, J., 1924: Beiträge zur Kenntnis des Pflanzenlebens mitteleuropäischer Gewässer. I—III. (1 Taf.) Öst. Bot. Ztschr. **73**, S. 1—23.
Schmidt, O. Chr., 1923: Beiträge zur Kenntnis der Gattung Codium. (44 Textabb.) Bibl. botanica **91**, 67 S.
—, 1928: Über Monözie und Diözie in der Chlorophyceengattung *Codium* Stackh. (1 Fig.) Ber. d. d. bot. Ges. **46**, S. 625—630.
Schreiber, E., 1925: Zur Kenntnis der Physiologie und Sexualität höherer Volvocales. (1 Taf.) Ztschr. f. Bot. **17**, S. 337.
Schulze, Bruno, 1927: Zur Kenntnis einiger Volvocales (*Chlorogonium*, *Haematococcus*, *Stephanosphaera*, *Spondylomoraceae* und *Chlorobrachis*). (28 Textabb., 2 Taf.) Arch. f. Protistenk. **58**, S. 508—576.
Schwartz, W., 1927: Die Zygoten von *Phycomyces Blakesleeanus*. Untersuchungen über die Bedingungen ihrer Bildung und Keimung. (5 Textabb.) Flora, N. F. **21**, S. 1—39.
Schweizer, G., 1923: Ein Beitrag zur Entwicklungsgeschichte und Biologie von *Ascobolus citrinus* nov. spec. (20 Textabb.) Ztschr. f. Bot. **15**, S. 529—556.
Stackmann, E. C. & Christensen, I. I., 1927: Heterothallism in *Ustilago zeae*. (4 Taf. Phytopathology **17**, p. 827—834.
Strasburger, E., 1892: Schwammsporen, Gameten, pflanzliche Spermatozoiden und das Wesen der Befruchtung. Histol. Beiträge **4**.
—, 1909: Zeitpunkt der Bestimmung des Geschlechts, Apogamie, Parthenogenesis. Histol. Beitr. **7**.

Thaxter, R., 1896: II. Contribution towards a Monograph of the Laboulbeniaceae I. (Taf. 1—26.) Mem. Amer. Acad. Arts and Sci. **12**, p. 189.

Thaxter, R., 1908: Contribution towards a Monograph of the Laboulbeniaceae. II. (Taf. 28—71.) Mem. Amer. Acad. Arts and Sci. **13**, p. 219.
—, 1924: Contribution towards a Monograph of the Laboulbeniaceae. III. (2 Textabb., Taf. 1—12.) Mem. Amer. Acad. Arts and Sci. **14**, p. 313.

Thurston, jr. H. W., 1919: Sex in the Conjugatae and the relative frequency of the different types of conjugation. Bull. Torr. Bot. Club **46**, p. 441.

Transeau, E. N., 1919: Hybrids among species of Spirogyra. (7 Textabb.) Am. Naturalist **53**, p. 109.

Tröndle, A., 1907: Über die Kopulation und Keimung von *Spirogyra*. (13 Fig.) Bot. Ztg. **65**, S. 187.
—, 1911: Über die Reduktionsteilung in den Zygoten von *Spirogyra* und über die Bedeutung der Synapsis. Zeitschr. f. Bot. **3**, S. 593.

Vandendries, R., 1923a: I. Recherches sur le déterminisme sexuel des Basidiomycètes. (8 Taf.) Mém. Acad. Belg. Cl. des Sci., 2. Sér., **5**, 98 S.
—, 1923b: II. Nouvelles recherches sur la sexualité des Basidiomycètes. Bull. soc. roy. bot. Belg. **56**, p. 1—25.
—, 1924a: I. Recherches expérimentales sur la bipolarité sexuelle des Basidiomycètes. Bull. soc. roy. bot. Belg. **57**, 4 S.
—, 1924b: Contributions nouvelles a l'étude de la sexualité des Basidiomycètes. (2 Taf.) La Cellule **35**, p. 129—155.
—, 1925a: I. L'hétéro-homothallisme dans le genre Coprinus. Bull. soc. roy. bot. Belg. **57**, 8 S.
—, 1925b: II. Les mutations sexuelles des Basidiomycètes. Ebenda **58**, 10 S.
—, 1925c: III. Recherches expérimentales prouvant la fixeté du sexe dans *Coprinus radians* Desm. Bull. soc. mycol. France. **41**, p. 358—374.
—, 1926: La tétrapolarité sexuelle des Coprins. Bull. soc. roy. bot. Belg. **58**, 10 S.
—, 1927a: Nouvelles recherches expérimentales sur le comportement sexuel de *Coprinus micaceus*. (3 Taf.) Mém. Acad. Belg. Classe de Sci., 2. S., **9**, p. 1—128.
—, 1927b: Les mutations sexuelles, l'hétérohomothallisme et la stérilité entre races géographiques de *Coprinus micaceus*. Mém. Acad. Belg. Cl. d. Sci. **9**, 50 S.

Wager, H., 1890: Observations on the Structure of the Nuclei in *Peronospora parasitica* during the formation of the oospore. (Taf. 6.) Ann. of Bot. **4**, p. 127.
— 1900: On the fertilization of *Peronospora parasitica*. (1 Taf.) Ann. of Bot., **14**, p. 263.

Walz, J., 1874: Sitzungsber. d. neuruss. Ges. d. Naturf. Odessa. Zit. nach Dodel, 1876.

Went, F. A. F. C., 1889: Les modes de reproduction du *Codium tomentosum*. Nederl. Kruidk. Archief, II. Ser., **5**, p. 440—444.

West, G. S., 1915: Algological Notes XIV—XVII. (7 Textabb.) Journ. of Bot. **53**, p. 73.
—, 1916: Algae I. Cambridge, 475 S.
—, 1891: Sulla conjugazione delle Zygnemee. (1 Taf.) La Notarisia **6**, p. 1161.

Wettstein, F., von, 1920: Künstliche haploide Parthenogenese bei *Vaucheria* und die geschlechtliche Tendenz ihrer Keimzellen. (2 Fig.) Ber. d. Deutsch. Bot. Ges. **38**, S. 260 bis 266.
—, 1924a: Morphologie und Physiologie des Formwechsels der Moose auf genetischer Grundlage. I. (67 Fig., 12 Taf.) Ztschr. indukt. Abstl. **33**, S. 1—236.
—, 1924b: II. Über die Fragen der Geschlechtsbestimmung bei Pflanzen. Naturwissenschaften **12**, S. 761—768.

Wieben, M., 1927: Die Infektion, die Mycelüberwinterung und die Kopulation bei Exoasceen. (32 Textabb.) Forsch. a. d. Geb. d. Pflanzenkrankh., herausgegeb. v. Schaffnit, Jena, **3**, S. 139.

Wilcox, M. S., 1928: The sexuality and arrangement of the spores in the ascus of *Neurospora sitophila*. (2 Fig., 1 Taf.) Mycologia **20**, p. 3—17.

Williams, J. Lloyd, 1921: The Gametophyte and fertilization in *Laminaria* and *Chorda*. Ann. of Bot. **35**, p. 603.

Williams, May M., 1925: Cytology and Phylogeny of the Siphonaceous Algae I. The cytology of the gametangia of *Codium tomentosum* (Stackh.). (42 Fig.) Proc. Linn. Soc. N.-S.-Wales **50**, p. 98—111.

Winkler, H., 1908: Über Parthenogenesis und Apogamie im Pflanzenreiche. (14 Fig.) Progr. Rei bot. **2**, S. 293.

Wolfe, J. J., 1918: Alternation and Parthenogenesis in Padina. (1 Taf.) Journ. of the Elisha Mitchell Sci. Soc. **34**, p. 72.

Woronin, M., 1904: Beitrag zur Kenntnis der Monoblepharidaceen. (3 Taf.) Mem. Acad. imp. Sci. St. Pétersbourg, 8. Ser., Cl. physico-mathem. **16**, Nr. 4, 24 S.
Woycicki, Z., 1927: Über Zygotenbildung bei *Basidiobolus ranarum* Eid. (2 Taf.) Flora **122**, S. 159.

Yamanouchi, S., 1906: The life history of *Polysiphonia violacea*. (3 Fig., 10 Taf.) Bot. Gaz. **42**, p. 401—449.
—, 1908: Spermatogenesis, oogenesis and fertilization in *Nephrodium*. Bot. Gaz. **45**, p. 145.
—, 1912: The life history of *Cutleria*. (16 Fig., 10 Taf.) Bot. Gaz. **54**, p. 441—502.
—, 1913: The life history of *Zanardinia*. (4 Taf.) Bot. Gaz. **56**, p. 1—35.
York, H. H., 1913: Geschlechtsunterschiede bei *Spirogyra*. Naturwiss. Wochenschr. **28**, S. 797.

Zattler, F., 1924: Vererbungsstudien an Hutpilzen (Basidiomyceten). (Taf. 4.) Ztschr. f. Bot. **16**, S. 433.
Zikes, H., 1926: Beitrag zur Zygosporenbildung durch äußere Faktoren. (2 Textabb.) Centralbl. f. Bakteriolog., II. Abt., **66**, S. 1.

# Handbuch der Vererbungswissenschaft

herausgegeben von

**E. Baur** und **M. Hartmann**

---

Lieferung 5 (Band I)

**Die cytologischen Grundlagen der Vererbung** von **Dr. Karl Bělař.** Mit 280 Abbildungen. 412 Seiten. 1928. Subskriptionspreis 40 RM.

**Der Subskriptionspreis verpflichtet zur Abnahme des vollständigen Handbuches. Nach Abschluß eines Bandes wird der Preis dafür erhöht. — Einzelne Lieferungen können nur, soweit die Vorräte reichen, zum erhöhten Preis abgegeben werden.**

*Im Druck befinden sich:*

**Fortpflanzung und Befruchtung als Grundlage der Vererbung** von Prof. **Dr. Max Hartmann**

**Artbastarde bei Pflanzen** von Professor **Dr. O. Renner**

**Bestimmung und Vererbung des Geschlechts bei Tieren** von Professor **Dr. E. Witschi**

---

# Protoplasma-Monographien

herausgegeben von **R. Chambers (New York), E. Fauré-Fremiet (Paris), H. Freundlich (Berlin), Küster (Gießen), F. E. Lloyd (Montreal), H. Schade (Kiel), W. Seifriz (Philadelphia), J. Spek (Heidelberg), W. Stiles (Reading)**

Redigiert von **F. Weber (Graz)** und **L. V. Heilbrunn (Woods Hole)**

Band I:

**The Colloid Chemistry of Protoplasm** by **L. V. Heilbrunn,** Assistant Professor of Zoology, University of Michigan. 356 Seiten. Mit 15 zum Teil farbigen Abbildungen. Gebunden 21 RM

**In Vorbereitung sind folgende Bände:**

**Temperature and Living Matter** by **J. Belehrádek** (Masaryk University Brno)
**Permeability** by **S. C.** and **M. M. Brooks** (University of California)
**Electrostatics of Protoplasm** by **J. Gicklhorn** (Prag), translated by **J. Small** and **C. T. Ingold**
**La Physicochimie de la Sexualité** par **Ph. Jovet-Lavergne** (Paris)
**Chemie des Protoplasmas** von **A. Kiesel** (Universität Moskau)
**Pathologie des Protoplasmas** von **E. Küster** (Universität Gießen)
**Mechanismus der Enzymwirkung** von **F. F. Nord** (Physiologisches Institut Tierärztliche Hochschule Berlin)
**Die Muskelzelle** von **A. Pischinger** (Universität Graz)
**Elektrische Umladungen in Protoplasten** von **H. Pfeiffer** (Bremen)
**Physikalische Chemie der Reifung und Befruchtung** von **G. Runnström** (Universität Stockholm)
**The Structure of Protoplasm** by **W. Seifriz** (University of Pennsylvania)
**Hydrogen-ion concentration in Plant Cells and Tissues** by **J. Small** (University of Belfast)
**Oekologie der Pflanzenzelle** von **Vl. Ulehla** (Masaryk University Brno)

---

**Ausführliche Prospekte kostenfrei**

**Verlag von Gebrüder Borntraeger in Berlin.**
W 35 Schöneberger Ufer 12a

# Anlageplan

des

# Handbuches der Vererbungswissenschaft

herausgegeben von

**E. Baur** und **M. Hartmann**

## Band I:

A. Fortpflanzung und Befruchtung als Grundlage der Vererbung von M. Hartmann
B. Die cytologischen Grundlagen der Vererbung von K. Bělař
C. Vererbungsstatistik von F. Bernstein
D. Variabilität, Modifikation, Mutation, Vererbung erworbener Eigenschaften von V. Jollos
E. Vererbung bei Protisten von J. Hämmerling
F. Mendelismus von E. Baur
G. Faktorenkoppelung und Faktorenaustausch von C. Stern
H. Drosophila von H. J. Muller

## Band II:

A. Artbastarde bei Pflanzen von O. Renner
B. Artbastarde bei Tieren von F. Süffert
C. Bestimmung und Vererbung des Geschlechts bei höheren Pflanzen von C. Correns
D. Bestimmung und Vererbung des Geschlechts bei Tieren von E Witschi
E. Bestimmung und Vererbung des Geschlechts bei Protisten und Thallophyten von [M. Hartmann
F. Faktorenmutation von E. Baur
G. Hetero- und Polyploidie von F. von Wettstein
H. Nicht mendelnde Vererbung von C. Correns
I. Selbststerilität und Heterostylie von E. Lehmann
J. Inzucht von H. Federley
K. Chimären, Pfropfbastarde von J. Buder
L. Apogamie und Parthenogenese bei Pflanzen von O. Rosenberg
M. Parthenogenese und Vererbung bei Tieren von J. Seiler

## Band III:

A. Entwicklungsmechanik und Vererbung bei Tieren von W. Schleip
B. Entwicklungsmechanik und Vererbung bei Pflanzen von F. von Wettstein
C. Partielle Keimesschädigungen durch Radium und Röntgenstrahlen von P. Hertwig
D. Konsequenzen der Vererbungslehre für die Pflanzenzucht von J. Nilsson-Ehle
E. Konsequenzen der Vererbungslehre für die Tierzucht von H. Nachtsheim
F. Eugenik von F. Lenz
G. Evolution von V. Jollos
H. Phylogenie der Pflanzen von R. Wettstein
I. Phylogenie der Tiere von A. Naef
J. Phylogenie der Menschen von C. Mollison
K. Entstehung der Haustiere von B. Klatt
L. Entstehung der Kulturpflanzen von E. Schiemann

**Die Ausgabe des Handbuches erfolgt in zwanglos erscheinenden Lieferungen. Für jede Lieferung wird ein Subskriptionspreis festgesetzt, der zum Bezug des ganzen Werkes verpflichtet. — Einzelne Lieferungen können nur, soweit die Vorräte reichen, zum erhöhten Preis abgegeben werden.**

BOT
H

Hartmann, Max
Verteilung,
erbung des Ges
und Thallophyt

Berlin, Verlag
1929.

Acc.no.: 28627

Bot
H

Hartmann, Max
Verteilung, Bestimmung und Vererbung des Geschlechts bei den Protisten und Thallophyten

BioMed.

286277